

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Zoologie



Bc. Jana Bažilová

Mechanismy začlenění myrmekofilů do hostitelské kolonie

Integration of myrmecophiles into the host colonies

Diplomová práce

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Jan Šobotník, Ph.D.
Konzultant: Doc. Mgr. Karel Kleisner, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 8. 2017

.....

Jana Bažilová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli Doc. Mgr. Janu Šobotníkovi Ph.D. za spolupráci a ochotu se kterou vedl tuto práci a Ing. Peteru Hlaváčovi za poskytnutí konzultací a určení nasbíraného materiálu. Dále děkuji své rodině za podporu a pomoc, kterou mi během získávání dat a jejich následného zpracování poskytovali.

Abstrakt

Ačkoliv jsou myrmekofilní druhy hmyzu studovány již od 19. století, některé důležité aspekty tohoto fascinujícího vztahu mezi mravenci a dalšími skupinami hmyzu stále nejsou uspokojivě prozkoumány. V poslední době se studium myrmekofilie soustředí spíše na taxonomii daných skupin, než na vlastní bionomii těchto druhů. Nejvíce druhů myrmekofilů najdeme mezi brouky (Coleoptera). Tito myrmekofilové mají celou řadu adaptací, které jim pomáhají v asociaci s hostitelskými mravenci. Tyto adaptace se výrazně liší mezi dobře integrovanými druhy myrmekofilních brouků a druhy, které jsou integrovány slabě, nebo nejsou integrovány vůbec.

Tato práce se soustředí na porovnání chování dvou vybraných myrmekofilních brouků, *Claviger testaceus* (Staphylinidae: Pselaphinae) jako integrovaného druhu myrmekofila a *Pella* spp. (Staphylinidae: Aleocharinae) jako neintegrovaného či slabě integrovaného druhu. Následná studie ukazuje, že při interakcích s mravenci existuje signifikantní rozdíl v chování vybraných druhů brouků. Mravenci jsou agresivnější vůči neintegrovaným druhům a tyto brouci jsou dobře přizpůsobeni agresivním střetům s mravenci. Oproti tomu chování integrovaných brouků není příliš přizpůsobeno agresivním interakcím s mravenci. Na druhou stranu však byli mravenci (hlavně hostitelští mravenci) při kontaktu s nimi výrazně méně agresivní, než při interakcích s neintegrovanými brouky.

Klíčová slova: myrmekofilie, inkvilinismus, Staphylinidae, mimikry, integrace

Abstract

Although the research on myrmecophilous insects is dated back to the 19th century, certain aspects of fascinating relationship between hosts and their social parasites are not satisfactorily understood. The latest studies focus mostly on the systematics of myrmecophilous taxa, and bionomy remains neglected. Most of the myrmecophilous insect can be found among beetles (Coleoptera). These myrmecophiles reveal a broad spectrum of adaptations that allow them to live in close association with their host ants. These adaptations significantly differ among the well-integrated species on one hand and poorly integrated or non-integrated species of myrmecophilous beetles on the other.

This study focuses at the comparison of behaviour in two species of myrmecophilous beetles, *Claviger testaceus* (Staphylinidae: Pselaphinae) as the member of integrated myrmecophiles, and *Pella* spp. (Staphylinidae: Aleocharinae) as poorly integrated or non-integrated beetle. My work shows significant differences in behaviour taking place after encounter of a beetle and an ant. Ants are more aggressive towards the non-integrated species, and at the same time, these beetles are well-adapted for aggressive behaviour from the ants. On the other hand, the integrated beetles do not possess many behavioural adaptations for the aggressive interactions, and the ants, especially the host ants, are significantly less aggressive towards them.

Keywords: myrmecophily, inkvilinism, Staphylinidae, mimicry, integration

Obsah

1	Úvod a cíle práce	1
1.1	Cíle práce.....	2
1.1.1	Hlavní otázky práce:.....	2
2	Literární přehled	3
2.1	Mravenci.....	3
2.1.1	Potravní ekologie.....	3
2.1.2	Kolonie mravenců.....	4
2.1.3	Sociální organizace.....	5
2.1.4	Komunikace.....	7
2.1.5	Studované druhy mravenců	12
2.2	Myrmekofilní adaptace.....	15
2.2.1	Myrmekofilové	15
2.2.2	Členění myrmekofilů.....	16
2.2.3	Mechanismy integrace.....	17
2.2.4	Chemické mimikry a lsti.....	19
2.2.5	Myrmekofilní adaptace.....	21
2.2.6	Studované druhy myrmekofilů	24
3	Materiál a metodika	32
3.1	Materiál	32
3.1.1	Sběr materiálu <i>Claviger</i>	32
3.1.2	Sběr materiálu <i>Pella</i> spp.....	33
3.1.3	Uložení živých vzorků před pozorováním chování	35
3.1.4	Experimenty.....	35
3.1.5	Analýza dat.....	36
3.1.6	Zpracování dat	39
4	Výsledky	41
4.1	Analýza četností jednotlivých chování.....	41
4.2	Analýza míry agresivity mravenců.....	53
5	Diskuze	56
5.1	Zastoupení chování mezi <i>Claviger</i> a <i>Pella</i> spp.	59
5.1.1	Neutrální chování	60
5.1.2	Obranné chování.....	60
5.1.3	Pozitivní chování	62
5.2	Zastoupení chování mravenců při interakci s <i>Claviger</i> a <i>Pella</i> spp.	63
5.2.1	Neutrální chování	63

5.2.2	Agresivní chování.....	64
5.2.3	Pozitivní chování.....	64
5.3	Agresivita mravenců.....	66
6	Závěr.....	70
7	Použitá literatura.....	72

1 Úvod a cíle práce

Tato práce se zabývá studiem fenoménu myrmekofilie konkrétně myrmekofilních brouků a navazuje tak na mou bakalářskou práci na téma Biologie myrmekofilních brouků.

Termínem myrmekofilie je označován vztah mezi mravenci a jiným asociovaným organismem, myrmekofilem (Hölldobler & Wilson 1990). Tento vztah je realizován na různých úrovních, od fakultativních až po obligátní myrmekofily, jejichž životní cyklus je plně spjat s mravenci. Samotný vztah nemusí být pro mravence pozitivní, naopak myrmekofilové jsou často parazité nebo predátoři mravenců (Lenoir a kol. 2013, Hölldobler 1981, Hölldobler 1967). Sociální hmyz udržuje kolonie se stabilním přísunem potravy i vhodným klimatickým prostředím, a vytváří tak ekologickou niku, kterou se mnoho živočichů naučilo využívat (Hölldobler & Wilson 1990). Pro získání přístupu k tomuto bohatému prostředí je třeba nejprve získat přístup do samotné kolonie, kterou si sociální hmyz (v našem případě mravenci) pečlivě střeží. Toho lze dosáhnout dvěma způsoby. První a primitivnější způsob je vynutit si přístup do kolonie násilím, následně se vyhýbat střetům s mravenci a v případě odhalení utéct, nebo použít některých defenzivních mechanismů (Blomquist & Bagnères 2010, Stoeffler a kol. 2007). Tento způsob je typický pro neintegrované myrmekofily, kteří se v koloniích hostitele živí odpadem, hnízdním materiálem nebo predací a nejsou závislí na kontaktech s hostitelem (Parker 2016). Druhým, odvozenějším způsobem, je integrace do hnízda hostitelských mravenců pomocí atraktantů a napodobení rekogničních faktorů, na základě kterých mravenci rozeznávají členy vlastní kolonie (Zweden & D'Ettorre 2010, Akino 2002, Singer 1998). Tímto způsobem jsou myrmekofilové integrováni do kolonie hostitele, kde jsou tak považováni za její právoplatné členy. Integrovaní parazité mají přístup do přísně střežených oblastí kolonie, tedy k larvám či královně, čehož často využívají k predaci bezbranných mravenčích vajíček a larev (Hölldobler 1967). Pro oba vztahy s mravenci jsou typické morfologické, chemické a behaviorální adaptace, které můžeme pozorovat napříč všemi druhy myrmekofilního hmyzu (Hölldobler & Wilson 1990).

V této práci jsou srovnávány behaviorální adaptace dvou druhů myrmekofilů, *Claviger testaceus* (Preyssler, 1790; Staphylinidae: Pselaphinae), který je považován za integrovaný druh myrmekofila a brouků *Pella* spp. (konkrétně *Pella funesta* Gravenhorst, 1806 a *Pella humeralis* Gravenhorst, 1802), kteří jsou v literatuře označováni za neintegrované, nebo slabě integrované druhy. Mezi integrovanými a neintegrovanými myrmekofily existují významné rozdíly v adaptacích, které jim pomáhají při kontaktu s mravenci a se samotnou integrací do hostitelských kolonií (Parker 2016). Tato práce se zaměřuje na behaviorální adaptace výše zmíněných druhů brouků a snaží se porovnat rozdíly v jejich chování při kontaktu s mravenci. Na základě pozorovaných interakcí se dále snaží

ověřit míru integrace těchto brouků v koloniích hostitelských mravenců a odhadnout mechanismy, jak k této integraci dochází.

1.1 Cíle práce

Cílem práce je komplexní porovnání behaviorálních strategií dvou typů myrmekofilů v interakci s jejich hostitelem, plně integrovaného myrmekofila druhu *Claviger testaceus* (Staphylinidae: Pselaphinae) a slabě integrovaných brouků rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae). Pro porovnání těchto strategií jsem uskutečnila sérii pokusů, při kterých byli brouci představeni hostitelským mravencům z vlastní kolonie, hostitelským mravencům z cizí kolonie a pro kontrolu také cizímu druhu mravence.

U integrovaného myrmekofila jako je *C. testaceus* jsme předpokládali jen malou agresivitu v kontaktu s hostitelem z mateřské kolonie, vyšší agresivitu u hostitelského mravence z jiného hnízda a vysokou u cizího druhu mravence. Jelikož *Pella* spp. nenapodobuje rekogniční faktory hostitele, agresivita mravenců by se teoreticky neměla u mateřského hostitele lišit od hostitelského druhu z jiné kolonie. Dále jsem předpokládala, že se budou lišit behaviorální strategie brouků vůči agresivním mravencům. *C. testaceus* žije uvnitř hnízd hostitele a jen zřídka přijde do kontaktu s jinými mravenci (Borowiec a kol. 2010). Kromě zesílené kutikuly nedisponuje výraznými ochrannými mechanismy, ale má komplex žláz, jejichž sekrety ovlivňují chování hostitele. Hostitel je pravidelně olizuje, aniž by na brouky útočil (Cammaerts 1999a). Očekávali jsme, že by tyto látky mohly působit i na hostitelský druh mravence z cizí kolonie. *Pella* spp. se oproti tomu většinu času pohybují mimo hnízdo nebo na jeho periferii, kde jsou více vystaveni útokům agresivních mravenců. Jednotlivé druhy *Pella* spp. prokazatelně vylučují obranné sekrety odpuzující hostitele (Stoeffler a kol. 2007, Maruyama 2006, Hölldobler 1981), ale předpokládali jsme, že mají také řadu behaviorálních strategií, kterými se brání před agresivními mravenci.

1.1.1 Hlavní otázky práce:

- Liší se agresivita hostitelských druhů mravenců vůči integrovaným a neintegrovaným myrmekofilům?
- Liší se míra agresivity hostitelských mravenců z mateřské a z cizí kolonie?
- Liší se vzorce chování hostitele vůči integrovaným a neintegrovaným myrmekofilům?
- Najdeme u integrovaných a neintegrovaných druhů v interakci s hostitelem odlišné typy chování?
- Jakým způsobem reagují myrmekofilové na agresivního hostitele? Liší se jejich obranné strategie?

2 Literární přehled

2.1 Mravenci

Mravenci jsou rozšířeni po celém světě a tvoří poměrně značnou část biomasy Země (Hölldobler & Wilson 1990). V extréměch se dospělé mravenčí kolonie mohou skládat pouze z několika jedinců, nebo tvořit až několika milionové superorganismy (Hölldobler & Wilson 2009).

Dříve byli mravenci (Formicidae) považováni za vnitřní skupinu Vespoidea, nejnovější studie však ukázaly, že jsou sesterskou skupinou včel (Apoidea; Ward 2014, Misof a kol. 2014). Samotná čeleď Formicidae zahrnuje více než 14 000 popsáných druhů mravenců v 21 recentních podčeledech. Ty se dělí do čtyř samostatných linií. Dvěma bazálními liniemi jsou podčeledi Martialinae a Leptallinae, které se vyskytují výhradně v tropech Jižní Ameriky (Rabeling a kol. 2008). Dvě zbylé se dělí na poneroidní a formikoidní mravence. Ty zahrnují kromě jiných nejhojnější podčeledi mravenců, kterými jsou Ponerinae, a ve formikoidní linii Myrmicinae, Formicinae a Dolidocherinae (Ward 2014). Čeleď Formicidae se pravděpodobně vyvinula v křídě na Laurasijském superkontinentu před více než 100 miliony let (Hölldobler & Wilson 2005). Od té doby podléhala dynamické evoluci a dnes je rozšířena na všech kontinentech kromě Antarktidy. Na rozdíl od termitů, kteří tvoří další dominantní sociální hmyz, se rozšíření mravenců neomezuje na pás tropů a subtropů, ale zasahuje až do polárních oblastí.

2.1.1 Potravní ekologie

V rámci hmyzí říše patří mravenci k nejeftivnějším predátorům. Predace je u mravenců ancestrálním typem získávání potravy a je nejčastější u hypogeických druhů (Rabeling a kol. 2008). Jako kořist mravencům slouží drobní živočichové, které dělnice loví a přinášejí zpět ke kolonii (Hölldobler & Wilson 1990). Ulovená kořist je chudá na cukry, proto se většina mravenců neživí pouze živočišnou potravou, ale jsou spíše omnivorní. Až třetina tropických rostlin produkuje extraflorní nektária bohatá na cukry, která mravenci získávají, aniž by poškozovali důležité části rostlin. Tento vztah je vzájemně prospěšný, přítomnost mravenců na rostlinách je chrání před herbivory (Huxley 1980). Mnoho druhů mravenců je asociováno s různými trofobionty. Mezi trofobionty patří nejčastěji mšice (Hemiptera: Aphidomorpha), červci (Hemiptera: Coccothorax) nebo ostnohřbetky (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracidae). Všichni tito živočichové sají z vodivých pletiv rostlin a z análního otvoru vylučují tekuté výkaly bohaté na cukry a nazývané medovice. Mravenci medovici sbírají a obohacují si tak potravu o cukry. Na oplátku o trofobionty pečují a ochraňují je před predátory (Hölldobler & Wilson 1990). Existují však i jiné potravní strategie, např. mravenci rodu *Messor* a *Pogonomyrmex* jsou typickými zástupci granivorních (semenožravých) mravenců. Dělnice aktivně sklízají semena přímo na rostlinách a odnášejí je do

zásobních komůrek hnízda. Starají se tak o roznos semen v krajině a fungují jako ekosystémoví inženýři. Některé rostliny vytvářejí na semenech atraktivní elaiosomy (tělíska bohatá na výživné látky). Mravenci požírají pouze elaiosom a zároveň se starají o distribuci semínek rostlin (Pfeiffer a kol. 2010, Detrain & Tasse 2000, Huxley 1980). Neotropičtí mravenci z tribu Attini (Formicidae: Myrmicinae) jsou nazýváni střihači. Tito mravenci se živí symbiotickými houbami (Basidiomycota: Agaricales: Lepiotaceae), které pěstují uvnitř hnízd. Bazální rody střihačů pěstují houby na nasbíraném detritu, u odvozených linií dělnice kusadly odstřihují kusy listů, které nosí do mraveniště, kde jsou zpracovány na kultivační médium pro houbu. Ta produkuje specializované spory (gongylidia), které mravenci následně konzumují (Hölldobler & Wilson 1990, Weber 1966).

Existuje několik savčích predátorů, kteří se specializují na lov mravenců. V Jižní Americe je typickým mravenčím predátorem mravenecník *Myrmecophaga* (Xenarthra: Myrmecophagidae). Svými silnými drápy rozhrabává hnízda, odkud pomocí dlouhého lepkavého jazyka loví mravence. V Africe a Asii se na mravence podobně specializují luskouni (Pholidota: Manidae) a hrabáči (Tubulidentata: Orycteropodidae), v Austrálii ježura australská (Monotremata: Tachyglossidae; McNab 1984). Kromě savců se na mravence specializují někteří ptáci a obojživelníci. Bezobratlými predátory jsou někteří pavouci, ploštice či parazitické mouchy čeledi Phoridae, nebo jiné druhy mravenců (Hölldobler & Wilson 1990).

2.1.2 Kolonie mravenců

Ancestrálně hnízdí mravenci v hlíně, jak ukazuje objev *Martialis heureka* (Formicidae: Martialinae), nově objevené linie mravenců v Jižní Americe. Martialinae jsou sesterskou skupinou zbytku mravenců, a jedná se slepé podzemní predátory žijící převážně v hlíně nebo lesní opadance (Rabeling a kol. 2008). Kromě původně podzemních hnízd si mravenci odvozeně osvojují pestrou škálu dalších hnízdních strategií. Některé druhy mravenců se specializují na jeden typ hnízda, zatímco jiné mohou střídat několik typů hnízd v závislosti na okolních podmínkách (Hölldobler & Wilson 1990).

Kupovitá hnízda jsou typická pro mravence rodu *Formica* (Formicidae: Formicinae), kteří tvoří kupky z naneseného organického materiálu. *Lasius flavus* (Formicidae: Formicinae) a *Lasius niger* (Formicidae: Formicinae) jsou příkladem mravenců, kteří jako stavební materiál kupek používají zeminu (Kadochová & Frouz 2014, Holec & Frouz 2006). Hnízda mravence rodu *Camponotus* najdeme ve kmenech a pařezech stromů (Sanders 2012, Fowler & Roberts 1980). *Lasius fuliginosus* (Formicidae: Formicinae) sídlí také ve dřevě, kde nehloubí chodbičky, ale staví v dutinách složitá kartonová hnízda (Maschwitz & Hölldobler 1969). Kartonová hnízda mohou být vytvořena také např. ve šnečích ulitách, listech, nebo uvnitř dutých větví (Hölldobler & Wilson 1990). Mravenci rodu

Oecophylla jsou někdy nazýváni mravenci sešíváči. Hnízda sešíváčů jsou složena z listů rostlin, které k sobě mravenci spojují hedvábným vláknem produkovaným larvami (Hölldobler & Wilson 1977).

Vysoce odvozený je vztah mezi mravenci a některými myrmekofyty (symbiotické rostliny mravenců). Tropičtí stromoví mravenci vyplňují dutiny epifytických rostlin kartonovými hnízdy a vytváří tak tzv. mravenčí zahrádky (Kaufmann & Maschwitz 2006). Tyto rostliny mohou vytvářet pro mravence tzv. domacia, zduřelé útvary, ve kterých si mravenci budují svá hnízda (Wilson 1971). Myrmekofytní rostliny jsou často epifytické a jako takové trpí nedostatkem živin. Materiál, který mravenci přinesou do hnízda je pro rostlinu dobrým hnojivem, na oplátku jim poskytuje ochranu a přístřeší (Kaufmann & Maschwitz 2006, Huxley 1980).

Okolo vzniknuvších hnízd se mohou dělnice pohybovat náhodně, ale častěji vytváří stabilní systém značených cestiček, které pro usnadnění a urychlení pohybu mravenců shánějících potravu pravidelně čistí. Cestičky se cestou od hnízda postupně oddělují od hlavního proudu a vytváří specifický stromovitý vzor. Systém pravidelných cest spojujících hnízdo se zdrojem potravy je v angličtině obecně nazýván *trunk-trail* systém. Podobný systém pravidelných cest je typický pro mravence *Lasius fuliginosus*, *Crematogaster* spp. (Myrmicinae) či *Formica rufa* (Formicinae; Quinet & Pasteels 1996, Hölldobler & Wilson 1990).

Nejodvozenější strategií jsou tzv. nájezdní mravenci („*army ants*“ či „*driver ants*“), kteří střídají nomádní fázi s dočasným bivakováním. Mezi tyto migrující druhy patří například africký rod *Dorylus* (Formicidae: Dorylinae) nebo jihoamerický rod *Eciton* (Formicidae: Ecitoninae; Rettenmeyer 2011, Hölldobler & Wilson 1990). Nájezdní mravenci hostí nejvíce myrmekofilních druhů hmyzu vůbec. Migrující dělnice přenáší inkvilíny stejně jako vlastní larvy, jiné druhy běží spolu s nimi v hejnu, nebo se pohybují okolo kolonie, kde se živí zbytky po nájezdech mravenců (Rettenmeyer 2011).

2.1.3 Sociální organizace

Za svůj úspěch vděčí mravenci vysokému stupni sociální organizace, jež spolu s variabilními potravními strategiemi umožňuje velmi sofistikované využití dostupných zdrojů. Mravenci jsou typickými zástupci sociálního hmyzu a splňují všechny podmínky eusociality. Dělnice spolupracují při péči o potomstvo, generace v kolonii se překrývají a zároveň je zde oddělená kasta dělnic od reprodukční kasty královn. Všichni mravenci jsou samice a okřídlení samci se v kolonii vyskytují jen krátce, po nezbytnou dobu předcházející disperznímu letu. Kasta samce – krále je v kolonii přítomna pouze ve formě obsahu spermatoforu královny (Wilson 1971).

Kolonie mravenců může být založena jednou královnou, v takovém případě mluvíme o haplometróze, nebo několika zakladatelkami (pleiometróza). Od způsobu založení se odvíjí počet královen v kolonii.

Dle počtu královen rozdělujeme kolonie na monogynní a polygynní (Sundström 1997). Monogynní kolonie je kolonie s jednou královnou a dělíme ji dále na primární a sekundární. Primární monogynie vzniká po haplometróze, tj. jediná zakladatelka se stává jedinou královnou. K sekundární monogynii dochází po ukončení pleiometrózy. Zakladatelky spolu bojují o místo královny v kolonii, dokud nezbyde jen jedna kladoucí královna. V polygynní kolonii se vyskytuje více kladoucích královen najednou. Stejně jako monogynii ji dělíme na primární a sekundární. V primární polygynii zbyde po pleiometróze v kolonii několik kladoucích královen. K sekundární dochází buď spojením několika kolonií, nebo adoptací dalších královen do kolonie (Hölldobler & Wilson 1990). Hnízda dělíme na monodomní s jedním centralizovaným hnízdem a polydomní s více navzájem propojenými hnízdy (Keller 1991, Alloway a kol. 1982).

U některých druhů mravenců se uplatňuje tzv. *worker policing* (dělnice si vzájemně likvidují neoplozená vajíčka). Mravenci patří, stejně jako veškerý blanokřídlý hmyz (Hymenoptera), mezi haplodiploidní skupiny, kde samičky mají dvě sady chromozomů, zatímco samci pouze jednu (Heimpel & Boer 2008, Hölldobler & Wilson 1990). Dělnice většinou nemají funkční spermatéku, proto mohou klást pouze neoplozená vajíčka. Pokud je daná kolonie monogynní s monoandrickou královnou (tj. jedinou královnou, která absolvovala kopulaci s jediným samcem), jsou si všechny dělnice stejně příbuzné a občasné kladení vajíček dělnicemi je tolerováno. V případě polygynních, nebo polyandrických hnízd je příbuznost dělnic vychýlena z rovnováhy a příbuznost jejich potomků je vůči ostatním dělnicím výrazně menší, než v případě monogynních monoandrických kolonií (Woyciechowski & Łomnicki 1987). Pokud dělnice v podobné kolonii klade vajíčka, ostatní dělnice je okamžitě likvidují (Bargum a kol. 2007).

U velké části mravenců funguje kastovní systém, který je dán polyethismem (rozdělení práce podle věku). Starší dělnice se zpravidla pohybují vně hnízda, mladší se uvnitř starají o potomstvo a o královnu (Hölldobler & Wilson 1990). Geneticky existuje u mravenců pouze kasta královny, dělnic a samců. U rodu *Pheidole* (Formicidae: Myrmicinae) se setkáváme s morfologickou kastou, kdy se dělnice liší tvarem a velikostí těla. Malé dělnice se starají o chod kolonie, velké dělnice se silnými kusadly se starají o její bezpečí (Wilson 1984). Mravenci se dokáží bránit nejen silnými kusadly, ale také defensivními látkami produkovanými jedovou žlázou a v případě podčeledí Myrmicinae a Ponerinae bodáním žihadlem (Hölldobler & Wilson 2005). Nezanedbatelnou roli hraje v obraně mravenců efektivní komunikace, díky které se dokáží rychle vzájemně informovat o hrozícím nebezpečí.

2.1.4 Komunikace

Komunikaci mravenců můžeme rozdělit na chemickou, taktilní a akustickou. Optická komunikace se neuplatňuje, neboť uvnitř hnízd je jen minimum světla, čemuž odpovídá slabý rozvoj příslušných receptorů. Nejpodrobnější informace jsou dostupné o chemické komunikaci. Mravenci mezi sebou komunikují pestrou škálou semiochemikálií (látky používané při komunikaci a nesoucí informaci; Law & Regnier 1971) produkovaných exokrinními žlázami (ž. s vnější sekrecí). Dle efektu semiochemikálií rozlišujeme allelochemikálie uplatňující se v mezidruhové komunikaci a feromony sloužící výhradně pro vnitrodruhovou komunikaci. Allelochemikálie se dále dělí na podkategorie podle účinků na donora či akceptora. Allomony jsou látky, které mají na akceptora efekt, ze kterého má donor prospěch. Ze synomonů mají při daném efektu prospěch jak vysílající, tak přijímající. Kairomony jsou látky, ze kterých má prospěch jejich příjemce (Brown a kol. 1970).

2.1.4.1 Exokrinní žlázy

U mravenců bylo dosud popsáno 84 exokrinních žláz (Billen & Šobotník 2015), zde je přehled těch, které se nejvýznamněji podílejí na komunikaci. V hlavové kapsli ústí mravencům postfaryngeální a mandibulární žlázy. Postfaryngeální žláza (dále jen PPŽ) je složena z párových struktur a její vývod ústí do bukální dutiny (Peregrine a kol. 1973). Hlavní rolí PPŽ je úprava látek, které si mravenci pomocí tykadel roztírají po těle, nebo si je mezi sebou předávají orální trofalaxí. Tyto látky slouží k impregnaci kutikuly a také jako rekogniční faktory mravenců (Vander Meer & Morel 1998, Soroker a kol. 1994), Soroker (1994) nazval PPŽ „*Gestalt*“ orgánem, tedy orgánem zodpovědným za *Gestalt* kolonie. PPŽ slouží ke správnému smísení exogenních uhlovodíků s uhlovodíky vznikajícími v těle v oenocytech. Výslednou směs KU si dělnice tykadly roztírá po těle anebo po těle soudruhů. PPŽ má dále vliv na trávení potravy nebo krmení larev (Jackson & Morgan 1993). Párové mandibulární žlázy s vývody na bázi mandibul. Produkují defensivní a repelentní látky a také některé alarm feromony (Bernardi a kol. 1967).

Na chodidlech ústí mravencům tibiální žlázy, které u některých druhů, jako jsou mravenci rodu *Crematogaster* (Formicidae: Myrmicinae), vylučují stopovací feromony. Mravenci tak značí cesty přímo svými chodidly (Leuthold 1968). Typickým orgánem mravenců je metapleurální žláza. Její vývod se nachází na třetím hrudním článku, odkud vylučuje látky s antimikrobiálním a antifungicidním účinkem. Mravenci tyto sekrety roztírají po těle a chrání se tak před nežádoucími patogeny (Seifert 1996 podle Stoeffler a kol. 2007).

Na zadečku (*abdomenu*) ústí mravencům Dufourova, jedová, Pavanova a pygidiální žláza (Jackson & Morgan 1993). Dufourova žláza má společný vývod s jedovou žlázou a mravenci z ní sekretují

několik druhů feromonů (Billen 1987). Podčeleď Myrmicinae vylučuje z Dufourovy žlázy stopovací (*trail-following*) feromony (Attygalle & Morgan 1984), zatímco Formicinae používají Dufourovu žlázu spíše k produkci poplašných (alarm) feromonů (Bergström & Löfqvist 1970). Jedová žláza produkuje obranné látky, které zároveň slouží jako alarm feromon. Podčeleď Formicinae má redukované žihadlo a defenzivní látky jsou vystřikovány silným proudem přímo ze žlázy (Hölldobler & Wilson 1990). Hlavní složkou jedu formicinní linie mravenců je kyselina mravenčí (Schmidt 1986). U podčeledí Myrmicinae a Ponerinae ústí žláza na žihadle, kterým jsou látky injektovány do těla nepřítele (Hölldobler & Wilson 1990). Obranné látky těchto podčeledí jsou tedy na bázi proteinů, nebo jednoduchých alkaloidů (Schmidt 1986). Pavanova žláza je specifická pro podčeleď Dolichoderinae, u kterých slouží k produkci stopovacích feromonů (Wilson & Pavan 1959). Pygidiální žláza ústí na zadečku samostatným vývodem a stejně jako jedová nebo Dufourova žláza vylučuje hlavně defenzivní a poplašné látky (Kugler 1979).

2.1.4.2 Feromony

Mravenčí cestičky jsou značeny stopovacím feromonem, který dělnicím pomáhá v orientaci okolo hnízda. V případě že dělnice objeví nový zdroj potravy, vrací se zpět k mateřské kolonii a cestu značí druhově specifickou látkou, kterou jsou ostatní soudruzi schopni sledovat (Morgan 2009, Jackson & Morgan 1993). Zároveň slouží některým myrmekofilům k snazšímu nalezení hostitelské kolonie (Cammaerts a kol. 1990). Alarm feromony dělíme na dvě kategorie. Agresivní alarm feromony způsobují u mravenců rekrutovací chování, upozorňují na přítomnost vetřelce a zvyšují agresivitu mravenců. Panické alarm feromony mají naopak repelentní účinek a způsobují okamžitý útěk od zdroje příslušné látky (Blum 1969). Panický feromon je zřejmě vylučován při interakci se silnějším organismem, kdy se mravencům více vyplatí únik, než přímý útok (Stoeffler a kol. 2011). Agregací feromony, jak už z jejich názvu vyplývá, způsobují agregaci mravenců k místu působení. Důvodem pro agregaci může být nalezení habitatu vhodného pro hnízdění či potravu nebo optimalizace páření. Výše zmíněné alarm feromony, jako například undekan, mohou mít zároveň agregací účinek, kdy mravenci spolu s upozorněním na nebezpečí svolávají ostatní dělnice na pomoc (Ayre & Blum 1971). Sex feromony slouží ke komunikaci mravenců při páření, usnadňují nalezení partnera a zároveň sdělují informace o jeho kvalitě. Sex feromony mohou vylučovat mravenčí královny, které k sobě pomocí něj vábí samečky, nebo ho mohou vylučovat přímo samci (Hölldobler & Bartz 1985). Samci vylučují sex feromony, které lákají okřídlené královny a zároveň mohou sloužit samcům jako agregací feromon, který je sdružuje v roje, do kterých královny vlétají (Jackson & Morgan 1993, Hölldobler 1976). Dalším typem feromonů jsou feromony označující domovské teritorium kolonie.

Domáci mravenci se v označené oblasti volně pohybují a vůči vetřelcům jsou na daném území agresivní (Hölldobler & Wilson 1977).

Jedním z nejvýznamnějších způsobů chemické komunikace je rozlišování jedinců pomocí specifických chemických látek, tzv. rekogničních faktorů. Této problematice je věnována samostatná kapitola (viz níže).

2.1.4.3 Rekogniční faktory

Sociální hmyz má vyvinutý složitý systém rekogničních faktorů, podle kterých dokáží jedinci rozlišit nejen svůj druh, ale také vlastní kolonii. Klíčovými rekogničními faktory jsou směsi kutikulárních uhlovodíků (dále jen KU). Ty jsou běžně u členovců uloženy na svrchní vrstvě kutikuly, kde tvoří tenký film, který slouží jako ochrana před vyschnutím (Sturgis & Gordon 2011, Kistner 1982). Uhlovodíky se běžně vyskytují v místě pobytu hmyzu, v hnízdním materiálu a v potravním teritoriu. Směs je u všech členů kolonie podobná, její templát vytváří tzv. *Gestalt* odor, tedy specifický pach typický pro domácí kolonii (Blomquist & Bagnères 2010). Při kontaktu s jiným jedincem je nejprve ověřován jeho profil KU. Percepce uhlovodíků je zprostředkována specializovanými senzily na tykadlech (Sturgis & Gordon 2011). Pokud vnímaný profil neodpovídá kolonii, jsou dělnice vůči vetřelci automaticky agresivní (Akino 2002). Schopnost rozlišit jedince z vlastní kolonie tedy soudruhů (*nestmate*) je pro sociální hmyz účinnou obranou, přesto se najde mnoho druhů hmyzu, které tuto obranu dokázali překonat (Lenoir a kol. 2012, Hölldobler & Wilson 1990, Howard & Blomquist 1982). Předávání rekogničních faktorů v kolonii se u jednotlivých skupin sociálního hmyzu liší. Mravenci si předávají KU orální trofalaxí, kontaktem a vzájemným olizováním (*grooming* = udržovací aktivity jako je čištění tykadel a těla), při kterém roztírají po těle produkty postpharyngeální žlázy. Ta slouží jako klíčový orgán (někdy je nazývána *Gestalt* orgánem) při tvorbě konečného profilu KU (Akino & Yamaoka 2000, Lenoir a kol. 1999, Soroker a kol. 1995, 1994). U včel a vos je pach kolonie úzce spojen s hnízdním materiálem. Termiti mají KU odlišnější v rámci jednotlivých kast, rekogniční faktory si předávají hlavně *groomingem* (Blomquist & Bagnères 2010). Strukturně jsou KU složeny z řetězců o délce 21 – 40 uhlíků. Nejčastěji se skládají z n-alkanů a dále z n-alkenů a rozvětvených nenasycených řetězců. Jednotlivá větvení a dvojná vazby jsou klíčovou složkou pro rekognici členů kolonie (Akino 2002).

Pach kolonie se s časem mírně mění, proto musí být neustále doplňován a obnovován (Lenoir a kol. 2001). Jelikož se profil neustále mění, informace o něm není uložena v dlouhodobé paměti. Jedinci jsou habituováni na neustále obnovovaný pach kolonie. Rozlišování soudruhů od cizinců nefunguje na základě podobností, ale spíše rozeznáváním odchylek od sdíleného templátu (Couvillon & Ratnieks

2008, Lahav a kol. 1999). Blomquist (2010) navrhl, že u sociálního hmyzu nejde o rozeznání člena kolonie, ale spíše o jeho neodmítnutí na základě nepřítomnosti odchylek od profilu kolonie. Jednotlivci tak nemusí pokaždé porovnávat informace s dlouhodobou pamětí, stačí jim poznat látky lišící se od aktuálního pachu kolonie.

Akino a Yamaoka (2000) tvrdí, že u mravenců existují dva typy faktorů, volatilní a kontaktní. Volatilní látky se mezi mravenci snadno přenáší a mravenec se může kontaminovat látkami z jiné kolonie. Přesnější jsou kontaktní látky, které si mezi sebou mravenci ověří antenací (Akino & Yamaoka 2000). Mravenec *Camponotus floridanus* reaguje na cizího mravence ještě před kontaktem a antenací, což naznačuje, že je část rekogničních faktorů volatilní (Brandstaetter a kol. 2008).

Chemický profil je částečně dědičný a zčásti může být ovlivněn potravou, prostředím, nebo látkami produkovány královnou. Vliv královny na chemický profil kolonie se u různých druhů mravenců liší. V zásadě existují dva modely produkce dominantních látek *Gestaltu*. Model královny platí, když je královna zdrojem *Gestaltu*, produkuje chemikálie, které dělnice šíří mezi členy kolonie. Dělnice oddělené od královny ztratí profil kolonie a členové původní kolonie jsou vůči nim agresivní. Druhým modelem je model dělnice, kdy jsou hlavní složky rekogničních faktorů produkovány a distribuovány přímo dělnicemi. Pokud je část dělnic oddělena, neztrácí profil, jelikož jsou schopné ho samy tvořit a dále distribuovat. Při opětovném sloučení vůči nim není zbytek kolonie agresivní (Howard & Blomquist 2005). Model dělnice byl prokázán u polygynních společenstev *Cataglyphis niger*, kde potomci různých královen udržují jednotný *Gestalt* kolonie. Pokud by profil produkovaly královny, byly by vůči sobě jednotlivé části kolonie nepřátelské (Lenoir a kol. 1999, Lahav & Vander Meer 1998). Oproti tomu v polygynních koloniích *Camponotus floridanus* jsou dcery různých královen vůči sobě agresivnější, než jsou vůči vlastním sestrám. Jednotlivé královny zde mají větší vliv na pach kolonie, než samotné dělnice (Carlin & Holldobler 1988).

KU neslouží jen k odlišení členů kolonie, ale obsahují i podrobnější informace o jednotlivých členech, jako je reprodukční zralost, pohlaví, nebo příslušnost k určité pracovní skupině. Mravenci mění strukturu vykonávané práce podle potřeby kolonie, dělnice tak za svůj život vystřídají několik různých rolí. Green a Gordon (2003) zjistili, že dělnice *Pogonomyrmex barbatus* (Formicidae: Myrmicinae) modifikují své chování na základě interakcí s dělnicemi z jiných kast. Přidělený úkol ostatních dělnic rozeznávají podle směsi uhlovodíků na jejich kutikule. Dozrávání vaječníků u samic ovlivňuje složení jejich KU. Dělnice podle těchto změn rozeznávají kladoucí samičky, které odstraňují v rámci *worker policing* (eliminace vajec dělnic). Stav vaječníků určuje hierarchii samic v koloniích mravenců, které jsou primárně bez královen (Monnin & Peeters 1998). V hnízdech *Dinoponera quadricaps* (Formicidae: Ponerinae) spolu o pozici alfa samice bojuje několik

gamergátek. Vítězná alfa samice požírá vajíčka, která nakladly ostatní gamergátky, od vlastních vajíček je dokáže poznat podle KU na jejich povrchu (Monnin & Peeters 1997).

Hmyz si musí při každém svleku syntetizovat nové KU. Uhlovodíky jsou syntetizovány v předešlém instaru, skladovány a připravovány pro nadcházející instar. Většinu KU si hmyz syntetizuje *de novo* sám, část směsi může být ovlivněna exogenně. Ačkoliv najdeme skupiny uhlovodíků v hmyzím těle v různých tkáních a žlázách, nejsou produkovány ve specializovaných orgánech. Uhlovodíky jsou vyráběny v oenocytech, speciálních buňkách asociovaných s epidermis či tukovým tělesem (Romer 1991). Z oenocytů jsou uhlovodíky uvolňovány do hemolymfy, po těle je k cílovým tkáním transportuje specializovaný bílkovinný přenašeč - lipophorin. Mechanismus transportu ven z těla na svrchní vrstvu kutikuly stále není znám (Soroker a kol. 2003). Část uhlovodíků je dopravena k PPŽ, která u mravenců odpovídá za konečné složení směsi KU.

2.1.4.4 Mechanická komunikace

Taktilně mezi sebou mravenci komunikují především pomocí tykadel. Tykadla mravenců jsou pokryta citlivými senzily sloužícími k vnímání čichových (olfaktorických) i mechanických podnětů (Hölldobler & Wilson 1990, 1977). Vnímaný signál je povětšinou kombinací mechanických a chemických stimulů (Di Giulio a kol. 2015, Hickling & Brown 2000). Po mravenčích cestíčkách se mravenci mohou pohybovat tandemovým během, při kterém se dělnice dotýkají tykadly jedince před sebou. Cesta je značena stopovacím feromonem, dotečky tykadel na abdomen regulují u dělnic rychlost a směr běhu (Maschwitz a kol. 1986). Podobná kombinace signálů funguje i při verbovacím chování, při kterém je uvolnění feromonů spojeno s intenzivní antenací na tělo verbovaného jedince (Hölldobler & Wilson 1977). Taktilní komunikace je důležitá při orální trofalaxi. Mravenci spolu komunikují nejen tykadly, ale také předními končetinami, kterými se vzájemně dotýkají ústního ústrojí. Tyto signály stimulují mravenčí dělnice k regurgitaci potravy a jsou často zneužívány některými sociálními parazity (Hölldobler 1967).

Akustická komunikace je prováděna bubnováním o podklad, nebo stridulací. Akustické signály mravenci přijímají v podobě vibrací substrátu, nebo se signál šíří přímo vzduchem (Hickling & Brown 2000). Vibrací substrátu mezi sebou komunikují např. mravenci stříhači, kteří vytváří signály při kousání listů (Roces & Tautz 2001, Roces & Hölldobler 1996). Kromě těchto vibrací je mezi mravenci hojně rozšířená komunikace stridulací. Jako stridulační orgán slouží mravencům zvrásněná kutikula na ventrální straně zadečku (Hickling & Brown 2000). Mravenci nemají vyvinutou žádnou strukturu podobnou uchu, namísto toho vnímají zvuk senzily umístěnými na tykadlech (Roces & Tautz 2001).

2.1.5 Studované druhy mravenců

Lasius flavus

Lasius flavus (Fabricius, 1781), je středně velký mravenec, dělnice jsou světle hnědé až žlutavě zbarvené (Wilson 1977). Obývá nezalesněné luční a stepní habitaty střední Evropy, Asie a Severní Ameriky, kde hnízdí pod kameny, nebo staví typická kupovitá hnízda (Czechowski 2002). Jeho kolonie jsou závislé na otevřených nezastíněných prostranstvích (Véle & Holuša 2016). Dospělá kolonie *Lasius flavus* zahrnuje mezi 3000 a 10000 dělnic (Pontin 1961).

Převážnou většinu potravy získává *L. flavus* od asociovaných trofobiontů. Ve svých podzemních hnízdech má *L. flavus* speciální komůrky pro mšice, které sají na kořenech a podzemních částech rostlin. Tyto komůrky slouží mšicím jako ochrana před predátory. *L. flavus* se živí jejich medovicí, ze které získávají cukry a dále mladšími instary mšic, čímž si zajišťují přísun proteinů. Díky predaci mšic nemusí dělnice lovit další potravu, jako je tomu u jiných druhů mravenců a vystavovat se tak nebezpečí mimo hnízdo (Pontin 1978). Mšice představují stabilní zdroj potravy přímo v hnízdě a na relativně malém habitatu se tak užíví velký počet kolonií, aniž by si vzájemně kompetovaly o potravu (Steinmeyer a kol. 2012, Pontin 1978).

Sociální systém *L. flavus* se uvádí jako monogynní s nezávislou královnou zakladatelkou (Keller 1991). Po svatebním letu zakládá mladá královna hnízdo. Zakládání je klaustrální – královna má velké zásoby energie, které postupně vyčerpává. Tyto zásoby jí vystačí k dochování první kohorty dělnic. Královna během tohoto procesu ztratí značnou část tělesné hmotnosti. Jakmile jsou vychovány první dělnice, začnou krmit královnu (Nielsen a kol. 1985).

Hnízdo *L. flavus* není striktně monogynní, můžeme v něm najít několik královen. Nejedná se o jednoduché polygynní hnízdo, ale spíše o případy pleiometrózy, neboť královny si nejsou příbuzné (Boomsma & Wright 1993). Na rozdíl od normální pleiometrózy, po které zpravidla přežívá jediná královna, nejsou u *L. flavus* souboje letální, královny se pouze rozdělí do různých částí hnízda. Všechny královny zde kladou vlastní vejce, nicméně nepříbuzné dělnice spolu spolupracují (Boomsma & Wright 1993). Další možnou hypotézou je, že smíšená kolonie vzniká tak, že cizí královna založí vlastní hnízdo v opuštěné části hnízda existující kolonie. S postupným zvětšováním nové kolonie dojde ke kontaktu a postupnému spojení obou kolonií (Steinmeyer a kol. 2012).

Polydomní kolonie se u *L. flavus* vyskytují vzácně (Steinmeyer a kol. 2012). Nepříbuzné kolonie *L. flavus* dokáží hnízdit na relativně malé ploše ve velkých populačních hustotách. Na rozdíl od teritoriálních druhů mravenců jsou dělnice *L. flavus* vůči jiným koloniím jen minimálně agresivní. *L. flavus* obývá luční habitat, který je natolik bohatý, že dokáže mravence uživit i při vysoké populační

hustotě. Tento habitat je v některých místech poměrně vzácný, má tedy na rozdíl od potravní vysokou hnízdní kompetici. Za cenu získání místa na příznivém habitatu dokáže *L. flavus* tolerovat i takto blízké sousedy (Steinmeyer a kol. 2012).

Hnízda *L. flavus* jsou tvořena převážně hlínou a mají výrazně horší termoregulaci, než hnízda druhů mravenců, kteří staví z organického materiálu. Tato hnízda jsou na rozdíl od hliněných zahřívána mikrobiálním společenstvem v tlejícím rostlinném materiálu (Kadochová a Frouz 2014). Mravenci s hliněnými hnízdy řeší tento problém tak, že vyhledávají otevřený habitat, kde je hnízdo zahříváno sluncem. Teplota v hnízdě je důležitá pro vývoj larev, vyšší teplota jejich vývoj urychlí, nižší naopak zpomalí. Stavěním hnízd na osluněných prostranstvích *L. flavus* urychluje a zefektivňuje reprodukci (Véle & Holuša 2016). Distribuce larev v hnízdě ovlivňuje také rozmístění přítomných myrmekofilů, kteří jsou na larvách mravenců závislí. Pokud jsou larvy přesunuty, stěhují se brouci za nimi (Borowiec a kol. 2010).

Chemická komunikace *L. flavus* je stejná, jako u většiny druhů *Lasius* spp.. Alarm feromonem *L. flavus* je citronellal, který mravenci vylučují z mandibulárních žláz. Tato látka je typická i pro další druhy *Lasius* spp., jako je například *Lasius spathopus* (Bergström & Löfqvist 1970). Hlavní obrannou látkou je kyselina mravenčí, kterou mravenci vylučují z abdominální jedové žlázy (Hölldobler & Wilson 1990).

Lasius fuliginosus

Lasius fuliginosus (Latreille, 1798) je velký druh mravence charakteristický svým černým lesklým zbarvením a srdcovitým tvarem hlavy. Je hojně rozšířen v celém Palearktu (Wilson 1955). Mravenci vytváří poly, oligo i monogynní kolonie s centrálním hnízdem a řádově tisíci dělnic (Quinet & Pasteels 1991). Založení hnízda je závislé a parazitické, oplozená královna je dočasným parazitem v hnízdech *Lasius umbratus* (Hölldobler & Wilson 1990, Wilson 1955).

L. fuliginosus je vysoce dominantní teritoriální druh mravence. Jeho dominance má vliv na velikost a hustotu kolonií ostatních druhů mravenců. Je velmi agresivní a často myrmekofágní. Na rozdíl od jiných teritoriálních druhů mravenců, jako je např. *Formica rufa* (Formicidae: Formicinae), v blízkosti svých kolonií obvykle netoleruje téměř žádné submisivní druhy mravenců (Ślipiński a kol. 2014). Výjimkou je *Myrmica rugulosa* (Formicidae: Myrmicinae), submisivní druh mravence, vůči kterému jsou dělnice *L. fuliginosus* jen minimálně agresivní (Vepsäläinen & Czechowski 2013).

Pro hnízdění vyhledávají duté kmeny stromů a pařezů, ve kterých si staví tzv. kartonová hnízda. Dutiny stromů vyplňují galeriemi a komůrkami z kartonu, ten je tvořen zpracovaným dřevem nebo hlínou, slinami a medovicí, kterou mravenci získávají od mšic. Podobná hnízda z kartonu si staví

např. mravenci rodu *Azteca* nebo *Pheidole* (Hölldobler & Wilson 1990, Maschwitz & Hölldobler 1970). *L. fuliginosus* na rozdíl od nich při stavbě kartonu nepoužívá výměšky mandibulárních žláz. Namísto toho jsou stěny vyztužené symbiotickou houbou *Cladosporium myrmecophilum* (Capnodiales, Ascomycota). Houba zpevňuje stěny galerií a přidaná medovice a sliny mravenců jsou pro ni ideálním kultivačním médiem (Maschwitz & Hölldobler 1970). *C. myrmecophilum* je silným kompetitorem a zabraňuje v rozšíření jiným houbám a plísním, které by mohly karton zničit (Voglmayr a kol. 2011). Spory hub si mravenci nemusí shánět *de novo* v přírodě. Mladé královny *L. fuliginosus* si podobně jako královny rodu *Atta* přenášejí konidia hub v intrabukální dutině (Steiner a kol. 2007 Hölldobler & Wilson 1990). Na zimu se mravenci přesouvají do vnitřních částí hnízda, kde hibernují. Kartonové stěny zimních galerií jsou oproti letním výrazně zesíleny (Eidmann 1943 podle Maschwitz & Hölldobler 1970). V samotném hnízdě funguje kastovní systém, který je u *L. fuliginosus* určován polyethismem.

Hlavním potravním zdrojem *L. fuliginosus* je medovice produkovaná symbiotickými trofobionty a také občasná kořist. Kolonie mšic představují stálý zdroj potravy a dělnice k nim vytvářejí typický *trunk-trail* systém, který obměňují jednou za několik měsíců. Dělnice o kolonie mšic pečují a poskytují ochranu jejich vajíčkům i fundatrix (samička mšice vylíhnutá z přezimujícího vajíčka). Během roku jsou cesty značené značkovacím feromonem, ten však přes zimu vyprchá. *L. fuliginosus* má však dobrou paměť a dokáže si zapamatovat pozice kolonií mšic. Po zimě se dělnice vrací zpět k původním potravním zdrojům, aniž by museli hledat nové. Mají tak náskok před jinými teritoriálními druhy mravenců (Quinet & Pasteels 1996). Podobné strategie vykazuje např. *Formica rufa* (Sudd 1983). Značené cesty jsou dobrým vodítkem pro některé myrmekofily, kteří podle značkovacích feromonů na cestíčkách dokáží nalézt odpovídajícího hostitele (Geiselhardt a kol. 2007).

Systém permanentních cest je závislý na trvalém zdroji potravy. *L. fuliginosus* se kromě medovice živí také lovem drobných živočichů. K tomuto dočasnému zdroji potravy vytváří krátké přechodné cestíčky, které mizí po jeho vytěžení (Akino & Yamaoka 1999). Dělnice mají celodenní aktivitu, tudíž se na cestíčkách se pohybují také v noci. Toho využívají myrmekofilní predátoři číhající v noci okolo mravenčích cestíček, kde loví mravence a konzumují je v bezpečí okolního podrostu. Tímto způsobem se mohou kontaminovat hostitelskými kutikulárními uhlovodíky (KU), což jim později umožní proniknout do hnízda mravenců (Akino 2002, Hölldobler 1981).

Co se týče chemické komunikace, vylučují mravenci druhu *L. fuliginosus* několik specifických feromonů. Alarm feromony *L. fuliginosus* jsou undekan a sulkaton. Undekan je agresivním alarm indukujícím feromonem a je produkován Dufourovou žlázou. Naopak sulkaton je panickým

feromonem a je produkován v mandibulárních žlázách. Sulkaton má na mravence silnější účinek, než undekan, který indukuje agresivní chování. (Stoeffler a kol. 2007, Hölldobler & Wilson 1990). Stejně jako u zbytku podčeledi Formicinae je hlavní obrannou látkou *L. fuliginosus* kyselina mravenčí, která je produkována abdominální jedovou žlázou (Czechowski a kol. 2013, Hölldobler & Wilson 1990). Kromě výše zmíněných látek používá *L. fuliginosus* též dendrolasin (Bernardi a kol. 1967), sekret produkováný mandibulární žlázou a uvolňovaný při roztažení mandibul. Dendrolasin je silným iritantem a slouží jako efektivní obrana před nepřítelem (Czechowski 1999).

2.2 Myrmekofilní adaptace

2.2.1 Myrmekofilové

Termínem myrmekofilové bývají označováni jak sociální parazité, tak mravenčí trofobionti nebo parazitoidi. Přítomnost sociálních parazitů v koloniích eusociálního hmyzu je notoricky známý a dlouho studovaný fenomén. Sociální hmyz jako jsou mravenci (Hymenoptera: Formicidae), včely (Hymenoptera: Apidae), vosy (Hymenoptera: Vespidae) či termiti (Blattodea: Termitoidae *sensu* Inward a kol. 2007), hostí velkou diverzitu členovců, kteří zneužívají hostitelské druhy pro své vlastní dobro (Kistner 1982). Sociální parazité mravenců se v literatuře souhrnně nazývají myrmekofilové (Hölldobler & Wilson 1990, Kistner 1982, Wasmann 1894 podle Mynhardt 2013). Největší skupinou myrmekofilního hmyzu jsou bezpochyby brouci (Coleoptera), z nichž drabčící (Staphylinidae) jsou čeledí s největším počtem myrmekofilů vůbec. Jejich evoluční úspěch je spojen s asociací se sociálním hmyzem (Maruyama & Parker 2017). Další čeledi s hojným výskytem myrmekofilních brouků jsou Histeridae, Carabidae, Dermestidae, Ptiidae, Scarabeidae a další (Parker 2016). Kromě brouků dále najdeme myrmekofily mezi rovnokřídlými (Orthoptera), motýli (Lepidoptera), rybenkami (Zygentoma), dvoukřídlými (Diptera) a některými pavoukovci. Rekordní počty myrmekofilních organismů doprovází kolonie nájezdných mravenců (*army ants*). Myrmekofilové, vyskytující se v těchto koloniích, nabývají bizarních tvarů a mají všemožné adaptace pro tento riskantní způsob života (Rettenmeyer 2011).

Pokud se v rámci sociálního hmyzu zaměříme pouze na mravence, potom pobyt v mraveništi nabízí parazitům mnoho výhod. Uvnitř mraveniště je stálá teplota a vlhkost, hnízdo je vskutku velice stabilním a předvídatelným prostředím. Zásobní komůrky, komůrky s potomstvem i odpadní komůrky poskytují myrmekofilům bohatý zdroj potravy (Parker 2016, Hölldobler & Wilson 1990). Vzhledem ke svým mimořádným obranným mechanismům mají mravenci jen omezené množství přirozených nepřátel a své kolonie si bedlivě hlídají. Pokud si myrmekofil dokáže překonat obranné mechanismy hostitele, je mezi mravenci v relativním bezpečí (Akino 2008, 2002).

Asociace s mravenci poskytovala myrmekofilům mnoho výhod již v dobách před ekologickou dominancí mravenců. Na fosiliích *Protoclaviger trichodens* (Staphylinidae: Pselaphinae) ze spodního eocénu a nově také na *Mesosymbion compactus* (Staphylinidae: Aleocharinae) z barmského jantaru (98,8 mil. let staré) jsou patrné anatomické adaptace, které najdeme i u dnešních myrmekofilů. Tito brouci měli redukovaná tykadla a ústní ústrojí, v případě *M. compactus* také defenzivní kapkovitý tvar těla, jaký najedeme u recentních Tachyporinae (Staphylinidae; Maruyama & Parker 2017). Tato přizpůsobení svědčí o tom, že již tehdy docházelo ke koevoluci mezi myrmekofilem a hostitelem. Vztah mezi myrmekofily a mravenci je tedy velice starým fenoménem sahajícím minimálně do střední křídy (před 99 miliony let, Maruyama & Parker 2017, Parker & Grimaldi 2014).

Tato práce se soustředí na myrmekofily *sensu stricto*, tedy parazity zneužívající sociální adaptace mravenců. Parazitoidi jsou parazité, kteří svého hostitele nejen využívají, ale také zabíjí. Definici parazitoidů splňují také někteří myrmekofilové, kteří mravence nejen využívají, ale také zabíjí. Slovem trofobiont je míněn hmyz, který produkuje nutritivní sekrety, které jiný živočich, v tomto případě mravenec, konzumuje. Mezi myrmekofilními brouky nenajdeme žádné trofobionty, vztah mezi nimi a hostitelem není mutualistický, ale spíše parazitický (Parker 2016). Pokud brouci vylučují nutritivní sekrety, není jejich cílem výživa mravenců, ale spíše chemická manipulace s hostitelem (Maurizi a kol. 2012). Ve vztahu parazit – hostitel je běžný koevoluční trend, kdy se snižuje škodlivost parazita (Hughes a kol. 2008). Některé studie však naznačují, že u sociálních parazitů tento trend neplatí. Ačkoliv mezi mnohými extrémně integrovanými druhy a jejich hostiteli docházelo k dlouhé koevoluci, dokáží tito parazité působit v hostitelských koloniích značné škody. Brouci mají přístup do komůrek, kde se živí vejci či larvami mravenců aniž by vůči nim byli mravenci agresivní (Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler 1967). Není patrné, že by se u integrovanějších druhů snižovala predace plodu (Parmentier a kol. 2016, Hölldobler & Wilson 1990). Myrmekofilní Scarabeidae se kromě jiného živí hnízdním materiálem mraveniště, které dokáží značně poškodit. Mravenci je navíc nevnímají jako cizince a nesnaží se je z hnízda odstranit, brouci tak mají možnost nerušeně poškozovat hnízdo, aniž by jim v tom hostitel zabránil (Puker a kol. 2015, Witte a kol. 2008). Poškozené hnízdo je oslabené a náchylné vůči dalším vetřelcům (Foitzik a kol. 2009).

2.2.2 Členění myrmekofilů

Původní Wasmanovo členění dělilo myrmekofily na tři kategorie (Wasmann 1894 podle Mynhardt 2013). Symfilové, někdy nazývaní jako praví hosté, jsou myrmekofilové, vůči kterým se mravenci chovají jako ke členům vlastní kolonie. Symfilové jsou dělnicemi krmení, přenášení a ochraňování, mohou se volně pohybovat v hnízdě a mají přístup k hostitelskému potomstvu, kterým se často živí. Synekenti jsou v hnízdě a okolo něj mravenci trpěni nebo ignorováni. Převážně se jedná o

mrchožrouty (*scavengery*), kteří jsou moc malí, rychlí nebo naopak příliš pomalí a mají neutrální zápach. Synechtři jsou terčem útoků mravenců, jež se je snaží zlikvidovat nebo alespoň odehnat. Synechtři jsou tedy spíše predátoři mravenců, případně kleptoparazity na jejich kořisti (Hölldobler & Wilson 1990, Kistner 1982, Wasmann 1894).

Od Wasmanova dělení se dnes ve většině prací spíše upouští, jelikož příliš neodpovídá skutečným podmínkám (Mynhardt 2013, Geiselhardt a kol. 2007, Kistner 1979). Většina myrmekofilů zapadá do více než jedné z výše zmíněných kategorií. Novější studie člení myrmekofily podle stupně jejich sociální integrace, tedy do jaké míry jsou hostitelem přijímáni a rozeznáváni jako členové kolonie. Neintegrování či méně integrování myrmekofilové přibližně odpovídají synechtrům a synoekentům, silně integrování symfilům (Kistner 1979). Ani toto členění však není striktní, myrmekofilové během svého života mohou vystřídat různé stupně sociální integrace (Hölldobler & Wilson 1990).

Méně integrování myrmekofilové se pohybují spíše vně mravenčích kolonií, nebo v periferních částech hnízd. Jsou to zpravidla predátoři hostitelských mravenců, nebo kleptoparazité a mrchožrouti mravenčí kořisti a jejich odpadu (Kistner 1979). Integrování myrmekofilé jsou hostitelem přijímáni jako právoplatní soudruzi a členové kolonie. Jako takoví se mohou volně pohybovat po hnízdě a mají přístup i do přísně střežených míst, jako jsou komůrky s potomstvem, nebo komůrka královny (Hölldobler & Wilson 1990, Kistner 1979, Hölldobler 1967). Podle míry integrace se u myrmekofilů setkáme s odlišnými behaviorálními i morfologickými adaptacemi. Slabě integrování jsou vystaveni častým útokům, proto se u nich vyvinuly četné defenzivní mechanismy, které je chrání před útoky hostitele (Hölldobler & Wilson 1990, Kistner 1982). Lépe integrování myrmekofilové se již téměř výhradně spoléhají na pobyt v kolonii a hostitele a na místo obranných mechanismů se specializují na manipulaci s hostitelem, se kterým jsou v častém kontaktu. Velmi častá je přítomnost zbytnělých exokrinních žláz vylučujících atraktanty a různé mravenčí feromony. Nepotřebné tkáně, jako jsou například oči, jsou silně redukovány (Hölldobler & Wilson 1990, Akre & Hill 1973).

2.2.3 Mechanismy integrace

Jak už bylo řečeno výše, sociální hmyz dokáže odlišit členy své kolonie a vůči jinému hmyzu je agresivní. Jakmile je jednou chemická obrana hníзда překonána, mohou se vetřelci pohybovat volně v kolonii, aniž by na ně bylo útočeno. Mechanismů, jak se integrovat do hostitelské kolonie je hned několik, nejčastější a nejefektivnější je napodobení hostitelských rekogničních faktorů. Po úspěšné integraci jsou mravenci přesvědčeni, že myrmekofil patří mezi jeho soudruhy a jako k takovému se k němu chovají (Akino 2002, Kistner 1982). Rychlost získání profilu hostitele se u sociálních parazitů obecně pohybuje v rámci hodin (Turillazzi a kol. 1990).

Existují tři způsoby, jak se získat rekogniční faktory hostitele a integrovat se tak do jeho kolonie. První a nejběžnější možností integrace je získat kutikulární profil přímo od hostitele, tedy chemická kamufláž (Lenoir a kol. 2001). Toho lze dosáhnout přímým kontaktem s hostitelem (Lenoir a kol. 2013, Akre & Torgerson 1968), nebo delší přítomností v kolonii hostitele (Akino 2008). Příkladem, kdy myrmekofil získá profil přímo od hostitele je strategie brouků rodu *Thorictus* (Dermestidae). Ti se na hostitelského mravence rodu *Cataglyphis* (Formicinae) přichytí a nechají se foreticky přenášet v hnízdě, dokud nezískají patřičný profil hostitele (Lenoir a kol. 2013). *Diploeciton nevermanni* (Staphylinidae: Aleocharinae) vyhledává dělnice *Neivamyrmex* (Dorylinae), které zklidňuje intenzivním *groomingem*. Aktivně tak získává KU, aniž by na něj bylo útočeno (Akre & Torgerson 1968). Akino (2002) uvádí, že japonští brouci druhu *Pella comes* (Staphylinidae: Aleocharinae) stejně jako celá řada dalších myrmekofilů získávají od svého hostitele *Lasius fuliginosus* (Formicinae) jeho KU. Kromě napodobení rekogničních faktorů jsou tyto brouci schopni sledovat stopovací feromony značící cestičky *L. fuliginosus*. Dokáží tak efektivně vyhledávat hostitele, do jehož kolonie se následně integrují. *P. comes* se tak liší od evropských druhů rodu *Pella*, které nezískávají rekogniční faktory hostitele, ale napodobují pouze jeho feromony (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Kistner & Blum 1971). Larvy brouků rodu *Thermophilum* a *Graphipterus* (Carabidae) napadají dělnice pouštních mravenců rodu *Tapinoma* (Dolichocheerinae) a *Monomorium* (Myrmicinae) vnikají do jejich hnízd. Uvnitř hnízda pak konzumují ulovené mravence a krátce po jejich snědení získávají KU hostitele. Je možné, že larvy přijímají profil KU, stejně jako myrmekofilní skákavky *Cosmophasis bitaeniata* (Araneae: Salticidae), které získají profil *Oecophylla smaragdina* (Formicinae) tím, že se krmí na jeho larvách (Dinter a kol. 2002).

Druhá a nejsložitější je syntéza hostitelských KU *de novo*. Tento způsob je vzácný a zpravidla vyžaduje dlouhou koevoluci s hostitelem. Mezi prvními studiemi syntézy rekogničních faktorů sociálními parazity byly práce o termitofilních drabčících *Trichopsenius frosti* a *Philoterme howardi* (Howard a kol. 1980). Od té doby bylo provedeno mnoho studií ukazujících, že napodobování KU hostitele je mezi sociálními parazity běžnou strategií, syntéza uhlovodíků *de novo* je ale poměrně vzácná. Myrmekofilů, schopných syntetizovat hostitelské KU, známe jen málo. Patří mezi ně např. *Sternocoelis hispanus* (Coleoptera: Histeridae) parazitující u mediteránního mravence *Aphaenogaster senilis* (Formicinae; Lenoir a kol. 2012). Třetí možností je minimalizovat množství KU na povrchu kutikuly, čímž jsou parazité pro hostitele „neviditelní“ či nevýrazní. Vrstva uhlovodíků běžně chrání tělo členovců proti vysychání, bez ochranné vrstvy uhlovodíků se tak vystavují značnému riziku vyschnutí (Jeral a kol. 1997).

Před získáním KU jsou myrmekofilové dočasně vystaveni útokům hostitele, proto se u nich vyvinula celá škála strukturálních, behaviorálních a chemických adaptací, které je chrání a pomáhají jim v integraci do hostitelské kolonie. Po získání profilu dochází k integraci myrmekofila do kolonie a hostitel vůči němu přestává být agresivní. Integrovan je však pouze v určité kolonii, pokud změní hostitele, musí znovu získat jeho KU (Akino 2002). S adaptivní změnou KU se setkáváme např. u japonských cvrčků rodu *Myrmecophilus* (Orthoptera: Ensifera: Myrmecophilidae), kteří často střídají hostitele a dokáží měnit profil KU podle toho, do jakého hnízda se dostanou (Komatsu & Maruyama 2009).

Napodobení KU nevyužívají pouze inkvilíni, ale také někteří predátoři mšic, kteří se tak dostanou ke kořisti, aniž by na ně mravenci útočili. Mravenci rozlišují chemický profil svých trofobiontů od potenciální kořisti (Lang & Menzel 2011). Predátoři nenapodobují KU mravenců, namísto toho je jejich profil podobnější chovaným mšicím. Tímto způsobem se chrání před agresivními mravenci a zároveň je nepoznají ani lovené mšice (Lohman a kol. 2006, Youngsteadt & DeVries 2005).

2.2.4 Chemické mimikry a lsti

Udržování kutikulárního profilu chrání integrované myrmekofily před útoky hostitele, který je považuje za členy kolonie (Akino 2002). Kromě KU myrmekofilové napodobují i další komunikační látky a vyvinuly se u nich žlázy vylučující sekrety manipulující chováním hostitelem. Tyto látky efektivně urychlují a usnadňují sociální integraci. Většinou se jedná o různé atraktanty, které přilákají nebo zklidní hostitelské dělnice. Zklidňující látky vylučuje celá řada myrmekofilů, dobře prozkoumaný účinek těchto látek je u některých myrmekofilních drabčků skupiny Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). Ti je vylučují z abdominálních žláz, nebo ze specializovaných adopcčních (pleurálních) žláz na bocích abdomenu (zadečku). Kromě těchto komplexů mají Aleocharinae na zadečku vývod tergálních žláz, ze kterých zpravidla vylučují obranné látky (Stoeffler a kol. 2011, Hölldobler & Wilson 1990).

Myrmekofilní drabčci *Lomechusa* a *Lomechusoides* (Staphylinidae: Aleocharinae) používají při kontaktu s hostitelem všechny sekrety těchto žláz ve složitém řetězci chování. Nejprve mravence zklidní sekretem abdominální žlázy a teprve poté nabízí sekrety z vývodů adopcčních žláz. Tyto látky fungují jako silný atraktant, brouci je aktivně nabízí hostitelským mravencům, kteří je olizují a po jejich konzumaci ochotně odnášejí brouky do hnízda. Brouci kontaktem s nimi získávají hostitelské KU a jsou rychle integrováni do hostitelských kolonií (Hölldobler & Wilson 1990). Podobně fungují žlázy *Zyras collari* a *Zyras haworthi* (Staphylinidae: Aleocharinae) asociovaných s *Lasius fuliginosus* (Formicinae). Stoeffler a kol. (2013) vyslovil hypotézu, že svou sekrecí mimetizují látky vylučované některými druhy mšic, experimentálně však tato hypotéza nebyla ověřena. *Lasius fuliginosus* běžně

chová mšice, které mu poskytují medovici, uvolnění medovice je doprovázeno intenzivní antenací na zadeček mšice. Stejně chování provozují i při kontaktu se *Z. collari* a *Z. haworthi*, ke kterým se chovají, jako k vlastním trofobiontům. Mimeze mšic je tedy dalším účinným způsobem, jak se integrovat do hnízda (Stoeffler a kol. 2013).

Zklidňující látky nevylučují pouze dospělí drabčící skupiny Aleocharinae. Hostitelští mravenci jsou vůči larvám brouků rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae) agresivní, nicméně larva se brání vyloučením zklidňujících sekretů z abdominálních žláz. Mravenec přestává útočit, ohmatává a olizuje larvě zadeček. Toto vyrušení poskytne larvě čas potřebný k útěku (Hölldobler 1981). Larvy *Pella* spp. mají na osmém abdominálním segmentu nepárovou žlázu s velkým rezervoárem a vývodem na konci zadečku. Tato žláza je homologická s tergální žlázou dospělců (Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler 1981). U dospělců *Pella* spp. byla zklidňující sekrece zjištěna u *Pella laticollis*, ostatní druhy hostitele spíše odpuzují repelentními látkami. Za látky zmírňující agresivitu hostitele byli dříve považovány i látky, které vylučuje *Claviger testaceus* (Staphylinidae: Pselaphinae; Kistner 1982). Dnes je již prokázáno, že nejde o zklidňující látky, ale speciální allomony stimulující hostitelské dělnice k vydávení potravy (Cammaerts 1996, 1995).

Chemické mimikry podléhají dynamické koevoluci mezi myrmekofilem a hostitelem (Howard & Blomquist 2005). Myrmekofilní modrásci rodu *Maculinea* (Lepidoptera: Lycaenidae) napodobují lokální směsi oddělených hostitelských populací mravenců rodu *Myrmica* (Myrmicinae). Housenky modrásků jsou schopny podle potřeby změnit hostitelské mravence z *Myrmica rubra* na *Myrmica ruginodis* (Thomas a kol. 1989). Jednotlivé druhy modrásků nenapodobují pouze pach kolonie, ale specializují se na napodobení určitých hostitelských kast. *Niphanda fusca* (Lepidoptera: Lycaenidae) mimetizuje larvy a samce, o které se dělnice ochotně starají (Hojo a kol. 2009). *Maculinea rebeli* také mimetizuje pach kolonie, navíc ale vydává stridulaci typickou pro hostitelské královny. Aktivně tak přivolává hostitele a urychluje tím svou integraci. Dělnice volající housenky považují za ohrožené královny a urychleně je odnáší do bezpečí hnízda (Thomas a kol. 2010, Barbero a kol. 2009). Někteří myrmekofilní modrásci nenapodobují profil hostitelského mravence, ale jeho živné rostliny. Látky získávají přímo z rostliny, po transportu na jinou živnou rostlinu, je vůči nim hostitel agresivní (Barbero 2016).

U housenek modrásků a také myrmekofilních brouků, jako je například *Paussus favieri* (Carabidae: Paussinae), se setkáváme s tzv. odměňovacím chováním (*rewarding behavior*). Pokud jsou brouci hostitelem dostatečně olizováni a čištěni, poskytnou mu atraktivní sekret plný výživných látek. Dělnice sekret olizují a ochotně larvy přenášejí a ochraňují (Maurizi a kol. 2012). Larvy *P. favieri* mají stejně jako většina larev Paussinae přeměněné poslední články zadečku na terminální disk s volnými

urogomphi (končetiny posledního článku abdomenu). U volně žijících druhů jsou z disku vylučované atraktanty vábíci kořist a samotný ohebný disk slouží k uchvácení kořisti. Terminální disk *P. favieri* je přeměněn na žláznatý orgán, ze kterého jsou vylučované látky zmírňující agresivitu hostitele (Di Giulio 2011, 2008).

Larvy myrmekofilních slunéček (Coccinellidae) jsou predátory mravenčích trofobiontů. Na rozdíl od svých volně žijících příbuzných vylučují látky atrahující dělnice, které je olizují a stejně jako v případě modrásků (Lepidoptera: Lycaenidae) je odnáší do hnízda. S modrásky mají společné také to, že čerstvě vylíhlí dospělci nesdílí kutikulární profil kolonie, hostitel je vůči nim agresivní a imaga proto musí z hnízd rychle uprchnout (Orivel a kol. 2004, Als a kol. 2001).

Cremastocheilus castaneus (Scarabeidae) vylučuje atraktivní látky dříve považované za mravenčí nutrienty uplatňované při odměňovacím chování (Kloft a kol. 1977). Alpert (1994) tuto hypotézu vyvrátil s tím, že jde spíše o látky, které stejně jako v případě *Paussus favieri* (Carabidae: Paussinae), nutí mravence k péči o brouky. Vylučované látky stimulují hostitele k čištění a krmení brouků, aniž by z toho měl reálný prospěch (Alpert 1994).

2.2.5 Myrmekofilní adaptace

Mravenci jsou vůči neintegrovaným a slabě integrovaným myrmekofilům agresivní (Akino 2002). Stejně tak jsou útokům vystaveni myrmekofilové, kteří ještě nebyli integrováni do hnízda hostitele. V důsledku toho se u nich vyvinula celá řada obranných mechanismů, které je chrání před nebezpečím ze strany hostitele. Tato obrana může být morfologická, chemická a behaviorální (Parker 2016, Lenoir 2012, Kister 1982). Některé mechanismy, jako je např. rozeznání soudruhů podle rekogničních faktorů jsou v rámci mravenců univerzální (Blomquist & Bagnères 2010). Na základě těchto podobností se u nepříbuzných druhů brouků konvergentně vyvinula celá řada stejně fungujících myrmekofilních adaptací (Geiselhardt a kol. 2007, Schönrogge 2000).

2.2.5.1 Morfologické adaptace

Slabě integrované brouky chrání silně sklerotizovaná hladká kutikula. Tělo má kapkovitý defensivní tvar, což mravencům znesnadňuje uchopení brouka a chrání ho tak před útokem mravenců (Parker 2016, Alpert & Richter 1975). Tělesné přívěsky jako jsou tykadla, končetiny a ústní ústrojí, jsou zkrácené a se snadno zatažitelné k tělu (Alpert & Richter 1975). *Amphotis marginata* (Nitidulidae) je kleptoparazitem u *Lasius fuliginosus* (Formicinae), a jeho krovky jsou pokryty silně sklerotizovanou kutikulou, která okolo těla vytváří výrazný lem. Ten vytváří okolo těla útvar podobný přísavce a pomáhá brouku pevně se přitisknout k podkladu. Mravenci nejsou při útoku schopní *A. marginata* převrátit a brzy o něj ztrácí zájem (Hölldobler & Wilson 1990).

Adaptace typické pro silně integrované druhy najdeme jak u myrmekofilních Clavigerini (Staphylinidae: Pselaphinae), tak u střevlíků druhu *Paussus favieri* (Carabidae: Paussinae). Tykadla integrovaných brouků jsou zduřelá, mají tenkou kutikulu a najdeme na nich vývody četných antennálních žláz (Di Giulio a kol. 2011, Akre & Hill 1973). Ačkoliv tykadla zůstávají stejně velká či se zvětšují, počet jejich článků oproti volně žijícím příbuzným druhům klesá kvůli jejich splývání do vyšších celků (celé flagellum tykadla splynulé v jeden článek u řady Paussinae). Clavigerini jako je *Claviger testaceus* a *Adranes taylori* mají kompletně redukované oči a při orientaci jim modifikovaná tykadla slouží jako hlavní smyslový orgán (Cammaerts 1974, Akre & Hill 1973). Ústní ústrojí je postupně redukováno na příjem tekuté potravy (Borowiec a kol. 2010, Akre & Hill 1973). Brouci jsou krmeni přímo hostitelem orální trofalaxí, nebo se živí tekutinami z mravenčích vajíček a larev (Cammaerts 1999a, Borowiec a kol. 2010).

Strukturou typickou pro integrované myrmekofily jsou bezpochyby trichomy. Jedná se o tuhé chlupovité makrotrichie pokrývající povrch těla myrmekofilů. Trichomy vyrůstají v hustých trsech a jsou zpravidla asociovány s vývody žláz, které ústí na jejich bázi. Vlásokovitá struktura trichomů pomáhá odpařování vylučovaných sekretů. Trichomy jsou tzv. evaporatoria, tedy struktury, které pomáhají zvětšit plochu, ze které se odpařují vylučované sekrety a tím urychlují jejich uvolňování do okolí (Hölldobler & Wilson 1990, Cammaert 1974). Tyto látky jsou pro dělnice atraktivní, proto trichomy často a ochotně olizují (Cammaerts 1999a, Maurizi 2012). Trichomy jsou částečně inervované a kromě disperze sekretovaných látek slouží také jako hmatové receptory (Di Giulio a kol. 2012, 2009). Další funkcí trichomů je obrana těla před predátory, chloupky se snadno ulamují, čímž agresorům znepříjemňují útok (Borowiec a kol. 2010, Cammaerts 1999a).

Jiným častým přizpůsobením myrmekofilů je myrmekomorfní tvar těla. Ten se vyskytuje hlavně u myrmekofilů, kteří se pohybují vně mravenišť. Setkáme se s ním typicky v koloniích nájezdných mravenců, kde jsou myrmekofilní brouci celou dobu vystaveni predátorům bez možnosti schovat se do bezpečí hnízda (Rettenmeyer 2011). Myrmekomorfní tvar těla mají také brouci, kteří se pohybují vně hnízda na mravenčích cestičkách. Jedná se o typický příklad Batesovské mimeze, kdy jedlý živočich napodobuje nejedlý model. Mravenci jsou díky mnohým žlázám pro většinu živočichů nechutní a dovedou se predátorům účinně bránit. Tuto teorii podporuje fakt, že se predátoři vyhýbají myrmekoidním broukům a preferují kořist s jiným tvarem těla. (Taniguchi a kol. 2005, McIver & Stonedahl 1993).

Napodobování tvaru tělesného plánu mravenců vede u myrmekofilů k bizarním tvarům těla i tělních přívesků. Mravenci patří mezi štíhlopasý blanokřídly hmyz (Apocrita, Hymenoptera) a jako takoví mají zadeček napojen přes modifikovaný článek, stopku (*petiolus*; Hölldobler & Wilson 1990, Wilson

1971). Myrmekomorfní myrmekofilové stopku napodobují zúžením zadečkových článků, nebo barevným vzorem napodobujícím tvar stopky a maskujícím zbytek těla. Myrmekomorfní adaptace najdeme napříč většiny myrmekofilního hmyzu v mnoha variacích, jen u podčeledi Aleocharinae se s tento syndrom vyvinul 12krát nezávisle na sobě (Maruyama & Parker 2017).

2.2.5.2 Chemické adaptace

Mravenci mezi sebou komunikují převážně chemickými látkami, a tak i pro myrmekofily je chemická komunikace s hostitelem klíčová. V kapitole 2.3.3 (Mechanismy integrace) je zmíněno, jakým způsobem napodobují myrmekofilové rekogniční faktory hostitele a dále pak několik způsobů, jak dokáží myrmekofilové usnadnit svoji integraci vylučováním chemických látek. Využívají k tomu adopčních žláz a dále žláz vylučujících druhově specifické atraktanty. Kromě žláz urychlujících adopci a integraci existují i další exokrinní žlázy, jejichž sekrety mají silný účinek na hostitele (Parker 2016). Jedná se o všemožné obranné látky, kterými si brouci drží agresivní mravence od těla, ale také některé allomony, které brouci používají k manipulaci s mravencem (Cammaerts 1996, Alpert 1994). Morfologicky se jedná buď o jednoduché jedno, či vícebuněčné žlázy v epidermis, nebo o složité komplexy žláz ústících do velkého rezervoáru, odkud jsou látky ve větším množství uvolňovány (Stoeffler a kol. 2007, Francke & Dettner 2005, Cammaerts 1974). Ústí žláz je zpravidla obklopeno silnými trsy trichomů, které napomáhají šíření vylučovaných látek (Cammaerts 1974).

Brouci z podčeledi Aleocharinae (Staphylinidae) disponují komplexem abdominálních tergálních žláz, které produkují defensivní sekrety. Při kontaktu s agresorem brouci ohýbají abdomen nad tělo a dochází k uvolnění sekretů z defensivních žláz (Steidle & Dettner 1993, Kistner & Blum 1971). Tyto sekrety jsou hlavně iritanty a repelenty, chemicky se jedná o chinony rozpuštěné ve druhově specifických látkách. Obranné žlázy slouží k rychlému odpuzení agresivních mravenců a najdeme je i u volně žijících Staphylinidae. Odpuzení mravenců repelentní látkou je efektivním nástrojem, jak se vyhnout fatálnímu útoku (Akino 2008, Dettner 1993). Vylučování defensivních a repelentních látek je populární i u dalších čeledí myrmekofilních brouků. Podčeleď Paussinae (Carabidae), česky známá jako prskavci, má v zadečku rezervoár obranné pygidialní žlázy, ze kterého v případě ohrožení uvolňuje horkou páru smíchanou s jedovatým benzochinonem (Eisner a kol. 1977, Aneshansley a kol. 1969). Myrmekofilní Scarabeidae na svou obranu vylučují repelentní substance z mandibulárních žláz (Puker a kol. 2015, Alpert & Richter 1975). Larvy *Cremastocheilus armatus* (Scarabeidae) odpuzují mravence aktivní defekací, která má výrazný repelentní účinek (Alpert & Richter 1975). Vylučování repelentních látek je typické pro méně integrované druhy brouků, u obligátních myrmekofilů jsou typické žlázy, které hostitele zklidňují (Stoeffler a kol. 2011, Hölldobler a kol. 1981).

2.2.5.3 Behaviorální adaptace

Jedním z klíčových přizpůsobení k myrmekofilnímu způsobu života je modifikace chování myrmekofilů. U neintegrováných druhů jde převážně o obranné adaptace, které broukům pomáhají vyhnout se agresivním střetům s mravenci a v případě útoku hostitele minimalizovat riziko poškození (Parker 2016, Hölldobler 1981). Integrované druhy přizpůsobují své chování blízkému soužití s hostitelem, behaviorální adaptace jim pomáhají v samotné integraci do kolonie a dále pak v efektivním využívání zdrojů samotného hnízda (Lenoir a kol. 2012; podrobněji v kapitole Diskuze).

2.2.6 Studované druhy myrmekofilů

2.2.6.1 *Pella* spp.

Brouci rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae) jsou typickými myrmekofilními zástupci podtribu Myrmedoniina patřícímu do tribu Lomechusini. Rod *Pella* zahrnuje okolo 30 druhů, včetně některých dříve řazených do rodu *Zyras* (Maruyama 2006, Kistner & Blum 1971). Areál jejich rozšíření zahrnuje celý Palearkt, hostitelem jsou převážně mravenci rodu *Lasius* a *Formica*. Velikost se pohybuje od 3,5 do 7,0 mm délky. Brouci jsou uniformního vzhledu typického pro Aleocharinae. Tělo nemá nápadná přizpůsobení pro myrmekofilní způsob života, nemá fyzogastrický, ani kapkovitý či jinak defensivní tvar. Nevyskytují se na něm žádné trichomy, přítomny jsou pouze běžné sety. Tvarem těla a tykadél se příliš neliší od nemymekofilních Aleocharinae. Barva kutikuly je hnědá až černá, u některých druhů může odpovídat barvě hostitele (Maruyama 2006, Taniguchi a kol. 2005).



Obr. č. 1: *Pella funesta* (Aleocharinae; převzato ze Schmidt 2006)

Hostitelem evropských druhů *Pella* spp. je mravenec *Lasius fuliginosus*. V Evropě se setkáme převážně s druhy *Pella funesta*, *P. cognata*, *P. similis*, *P. laticollis*, *P. lugens* a *P. humeralis*. *Pella humeralis* se hojně vyskytuje spolu s *Formica polycтена*, najdeme ji ale i v koloniích *L. fuliginosus*.

Všechny tyto druhy můžeme najednou nalézt v jednom hnízdě. Japonské druhy *Pella japonicus* a *Pella comes* hostí mravenci druhu *Lasius spathopus* (Maruyama 2006, Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler 1981). Mravenci z komplexu *Dendrolasius* hostí mnoho druhů myrmekofilů. Jejich kartonová hnízda poskytují myrmekofilům mnoho úkrytů v podobě složitých komůrek a záhybů (Kistner 1982, Hölldobler 1981, Maschwitz & Hölldobler 1970).

Evropské druhy *Pella funesta*, a *P. humeralis* jsou mrchožrouti okolo mravenčích hnízd a cestíček. Dokáží být také efektivními predátory a aktivně loví hostitelské mravence. Maruyama (2006) pozoroval podobné chování také u japonských druhů *Pella comes* a *Pella japonica*, které byly původně zaznamenány jen jako mrchožrouti, kteří se živí na zbytcích mravenčí kořisti nebo na mrtvých mravencích. Brouci loví na mravenčích cestíčkách převážně v noci. Svou kořist odtažují z pryč cestíček do okolní hrabanky, která jim poskytuje úkryt při krmení. Lov probíhá u všech druhů *Pella* spp. stejně. Brouci útočí na mravence zezadu, vklíní hlavu mezi jeho hlavu a hrud', zakousnou se a přerušením nervové pásky mravence imobilizují. *P. laticollis* jsou také draví i mrchožraví, ale namísto mravenčích cestíček je najdeme přímo v hnízdě hostitele v odpadních a periferních komůrkách (Stoeffler a kol. 2011, Maruyama 2006, Hölldobler 1981).

Životní cyklus je podobný pro všechny brouky rodu *Pella*. V dubnu brouci kopulují a kladou 6-8 vajíček do hrabanky okolo mraveniště. Larva má běžně 2 instary, vývoj od vajíčka v dospělce trvá 12 dní. U většiny Aleocharinae jsou přítomny 3 larvální instary, které trvají 20-25 dní. Larvální vývoj *Pella* spp. je tedy výrazně rychlejší než u zbytku podčeledi (Ashe & Watrous 1984). Larvální vývoj se odehrává v hrabance v těsné blízkosti mraveniště nebo v odpadních komůrkách (*garbage dumps*). Larva je stejně jako dospělec mrchožravá, živí se převážně mrtvými mravenci, ze kterých vysává tělesné tekutiny. Během krmení se larva snaží zůstat ukrytá v substrátu nebo přímo v kořisti (Maruyama 2006, Hölldobler 1981).

Před kuklením se larva zahrabává 2-3 cm do země a přede si hedvábný kokon. Imaga se líhnou v červenci a opouští hnízdo hostitele. Po imaginální eklozi vykazují brouci vysokou pohybovou a letovou aktivitu. Dochází u nich k migraci a hledání nových mravenišť. Aktivní jsou převážně v noci okolo mravenčích cestíček, kde aktivně loví mravence. V říjnu a v listopadu se brouci stahují dovnitř mraveniště, kde přezimují. Přezimující brouky najdeme v periferních komůrkách zakryté hnízdním materiálem (Maruyama 2006, Akino 2002, Hölldobler 1981).

Brouci rodu *Pella* patří do podčeledi Aleocharinae a jako takoví vylučují defensivní látky z tergálních žláz. Nevylučují však pouze obvyklé chinony, ale také látky podobné feromonům hostitele. Uvolněné látky mají na mravence repelentní účinek, nebo zmírňují jejich agresi (Stoeffler a kol. 2011).

Vypouštění feromonů je analogií k propagandě – vypouštění nadměrného množství feromonů při nájezdech otrokářských mravenců. Napadení mravenci reagují útekem, což umožňuje otrokářům bezpečný vnik do hnízda, kde loupí kukly napadeného mravence (Lenoir 2001).

Strategie jednotlivých druhů *Pella* spp. se liší v závislosti na nikách, které obývají. Druhy žijící vně hnízd jsou aktivními lovci a snaží se hostitele spíše odpudit repelentními látkami. Oproti tomu brouci vyskytující se v hnízdech mravenců mají s hostitelem sofistikovanější vztah a na svou obranu používají látky zklidňující hostitele.

Obranné sekrety *Pella* spp. obsahují undekan, jež je alarm feromonem *Lasius fuliginosus*, produkovaným Dufourovou žlázou (Stoeffler a kol. 2011, Bergström & Löfqvist 1970). Undekan je přítomen v obranných látkách u většiny druhů *Pella* spp., jedná se o alarm feromon, který u hostitele vyvolává agresivní reakce a slouží jako rozpouštědlo pro běžně obsažené obranné chinony. Nevýhodou sekrece undekanu je, že stimuluje hostitelské mravence k vyšší agresivitě. Proto někteří brouci vylučují undekan spolu s látkami, které tento efekt zmírní. *Pella funesta* a *Pella humeralis* kromě undekanu vylučují z tergálních žláz také sulkaton (6-methyl-5-hepten-2-on), paniku indukující alarm feromon *Lasius fuliginosus*, který výrazně zmírňuje agresivní reakce na undekan. Brouci tak vylučují defenzivní sekrety, které nejen odpudí hostitele, ale zároveň zmírní jeho agresivitu. Hostitelští mravenci reagují na sulkaton útekem, brouci tak okolo sebe vytváří volný prostor bez agresivního hostitele. Sulkaton nevylučuje žádný z volně žijících Aleocharinae, byl však nalezen v sekretu *Lomechusa strumosa*, příbuzném a extrémně integrovaném druhu myrmekofila (Stoeffler a kol. 2011, 2007). *Pella cognata* má také odlišné složení vylučovaných látek, sulkaton není ve směsi přítomen a undekan je obsažen v sekretu jen minimálně. Namísto toho je majoritní vylučovanou složkou neutrální tridekan. Na rozdíl od undekanu nevzbuzuje v mravencích agresivitu a jeho účinek není potřeba zmírňovat sulkatonem (Stoeffler a kol. 2011).

Pella laticollis oproti výše zmíněným druhům nevylučuje repelentní látky, ale má speciální komplex žláz, jejichž sekrety hostitelské mravence zklidňují. Při kontaktu s mravencem se *P. laticollis* přikrčí a prezentuje žlázy na zadečku (Stoeffler a kol. 2011). Holldobler (1981) pozoroval při tomto chování uvolnění bílé kapičky, kterou mravenci ochotně olizovali, aniž by na brouka dále útočili.

Látky vylučované tergální žlázou *Pella laticollis* a *P. cognata* najdeme i u *Lomechusa* nebo *Lomechusoides* (viz kapitola Mechanismy integrace). Tito myrmekofilové, Wasmanem označovaní jako symfilové, však pobývají uvnitř hnízd, jsou hostitelem krmení a mají přístup k jeho larvám. *Pella* spp. se oproti tomu pohybuje vně hnízda, nemá přístup k larvám a hostitel je vůči ní agresivní. Stoffler a kol. (2011) navrhli, že komplex zklidňujících žláz *Pella laticollis* je preadaptací pro vysoce

odvozený vztah mezi myrmekofilem a hostitelem, podobně jako je tomu u výše zmíněného druhu *Lomechusa* či *Lomechusoides*. Integraci do hnízda ovládají japonské druhy *Pella*. Ty se dokáží v rámci strategie pronikání do hnízda impregnovat KU hostitele a získat tak přístup do kolonie a ke své mravenčí kořisti.

2.2.6.2 *Claviger testaceus*

Claviger testaceus patří do tribu Clavigerini řazeného do podčeledi Pselaphinae (Staphilinidae). Pselaphinae byli dříve vyděleni jako samostatná čeleď, na základě molekulárních dat se však jednoznačně jedná o vnitřní skupinu drabčků (Staphylinidae; Newton & Thayer 1995). Skupina Clavigerini zahrnuje okolo 350 druhů v 98 rodech, a je považována za obligátní myrmekofily (Hlaváč 2007). Pselaphinae jsou obecně drobní (od 0,75 do 7,2 mm délky) rudohnědě zbarvení brouci (Kistner 1982). V České republice se setkáme se dvěma druhy z tribu Clavigerini, *Claviger testaceus* a vzácněji s *C. longicornis*. Hostitelem *C. testaceus* je mravenec *Lasius flavus* (Formicidae: Formicinae), ale vzácně byl nalezen také v hnízdech *L. niger* a *L. alienus* (Borowiec a kol. 2010, Donisthorpe 1927 podle Kistner 1982). Clavigerini mají s hostitelem společnou dlouhou koevoluci. Ačkoliv se mravenci ve fosilním záznamu objevovali již od Křídý, největší diverzifikace recentních čeledí přišla až ve středním eocénu. Fosilie obligátního myrmekofila *Protoclaviger trichodens* je známa z mladšího eocénu, tedy z doby před plným rozmachem mravenců. Již na těchto fosiliích jsou patrné různé morfologické změny, které najdeme u současných myrmekofilů, jako je zmenšený počet článků tykadel, změny ústního ústrojí a zmnožení trichomů na povrchu těla (Parker & Grimaldi 2014).

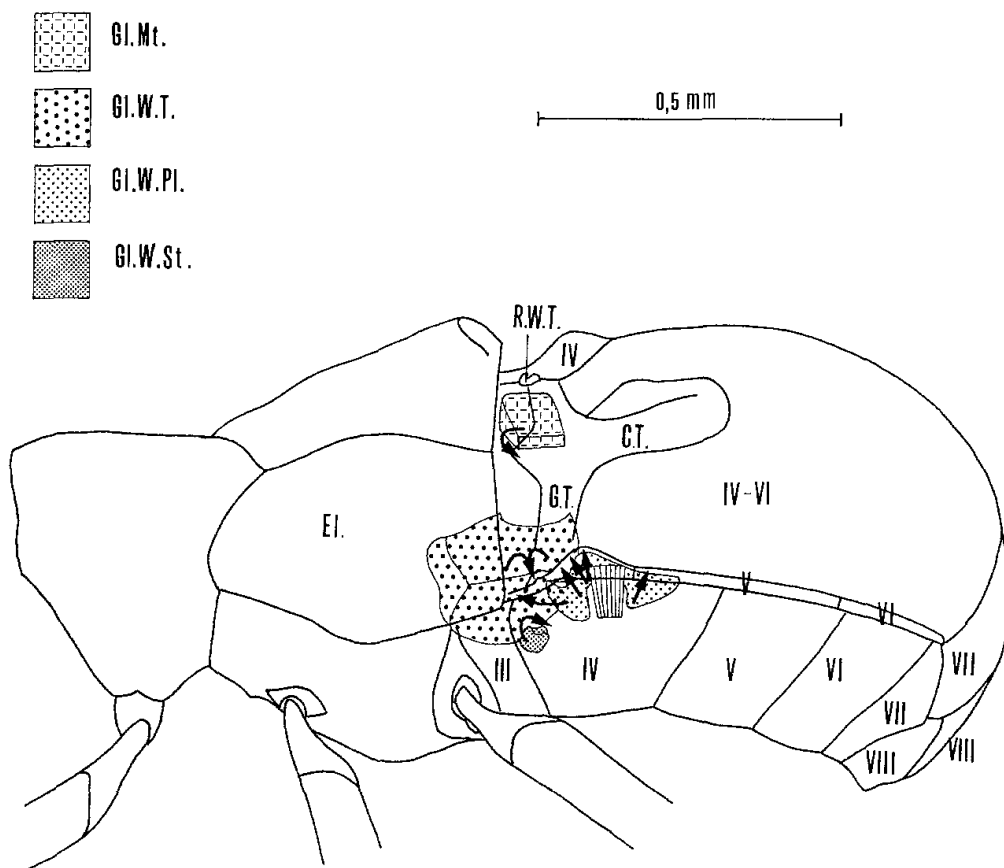


Obr. č. 2: *Claviger testaceus* (Pselaphinae, převzato z Parker 2013)

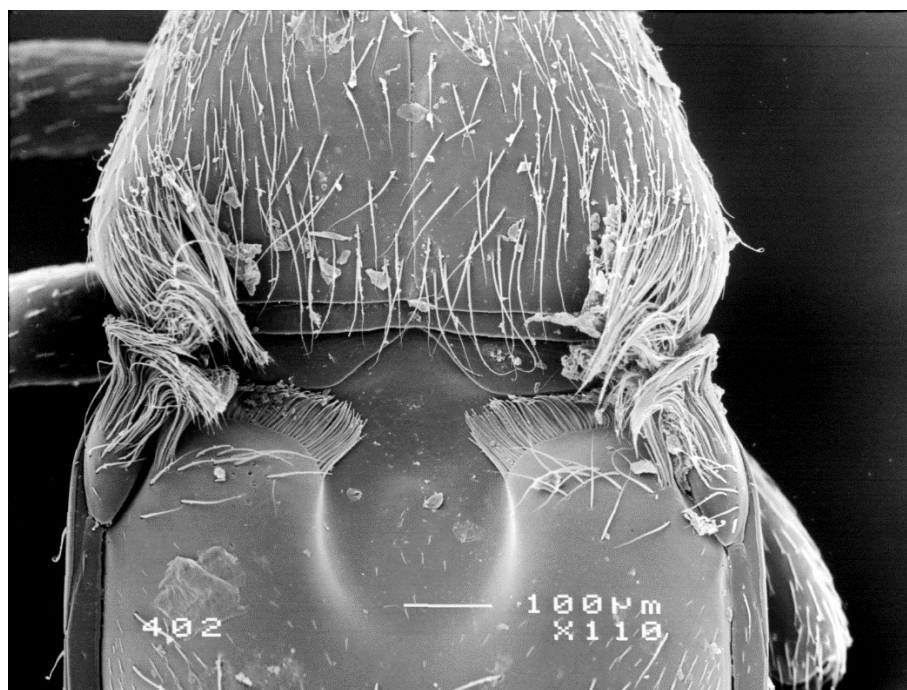
Claviger testaceus je extrémně přizpůsobeným obligátním myrmekofilem a oproti volně žijícím Pselaphinae má výrazně odlišnou morfologii a komplexní systém žláz (Borowiec a kol. 2010, Kistner 1982). Došlo u nich k výrazné redukci očí a ústního ústrojí. Ústní ústrojí je redukováno na jednoduchou dutinu, která dokáže přijímat pouze tekutou potravu (Cammaerts 1995, Williams 1938). *C. testaceus* není schopen letu, krovky jsou nepohyblivé a druhý pár křídel je kompletně redukován. Jednotlivé abdominální tergity splývají v jedinou tergální destičku s velkou centrální prohlubní. Povrch těla pokrývají trichomy, které tvoří husté trsy umístěné symetricky na bocích abdomenu, kde jsou soustředěny okolo vývodů Wasmanovských žláz (Borowiec a kol. 2010, Kistner 1982, Cammaerts 1974).

Systém integumentálních žláz *C. testaceus* je tvořen dvěma jednoduchými typy sekreторických jednotek, konkrétně typu A a B. Typ A se skládá ze tří exokrinních buněk, sekreторické buňky, mediální buňky a apikální buňky. Tyto jednotky najdeme roztroušené po těle v podobě izolovaných jednotek, ale také vytváří většinu z komplexů integumentálních žláz, které u *C. testaceus* najdeme. Většinou jsou asociovány s dalšími strukturami, jako jsou trichomy, které napomáhají odparu vylučovaných látek. Typ A tvoří Wasmanovské žlázy (dále jen WŽ), labrální žlázy, mandibulární žlázy a mediotergální žlázy. Druhým typem sekreторických jednotek je typ B. Ten tvoří izolované jednobuněčné struktury, které jsou stejně jako typ A roztroušeny po celém těle brouka. Nesdružují se do komplexů, nicméně se vyskytují ve velkých hustotách na tykadlech, v blízkosti trichomů a okolo vývodů Wasmanovských žláz (Cammaerts 1974).

Wasmanovské žlázy (dále jen WŽ) nesou jméno po Erichu Wasmannovi, který u *C. testaceus* objevil na bázi abdomenu složitý systém exokrinních žláz. Celkem se dělí na tři komplexy, pleurální, sternální a tergální (Kistner 1982, Cammaerts 1974). Vývody všech těchto integumentálních žláz jsou asociovány s komplexními sestavami trichomů. Sekrety z WŽ byly dříve považovány za zklidňující, Cammaerts (1974) ale uvádí, že ve skutečnosti napodobují látky uvolňované z mrtvé kořisti mravenců. Labrální žláza je umístěna na hlavě a má podobný účinek, jako WŽ. Obě tyto žlázy vylučují speciální allomon, který napodobuje látky uvolňované z mrtvé kořisti (*kadaverů*). Distribuci těchto látek pomáhají trsy trichomů asociovaných s vývody žláz. Vysoká koncentrace mrtvolných látek stimuluje u dělnic regurgitaci, na které se *C. testaceus* dále krmí (Cammaerts 1996).



Obr. 3: Komplex abdominálních žláz *C. testaceus* (bez trichomů). Římské číslice označují abdominální sklerity. CT, tergární jáma; El, krovky; Gl Mt, mediánní tergální žláza; Gl W Pl, pleurální WŽ; Gl W St, sternální WŽ; Gl W T, tergální WŽ; GT, tergální rýha; RWT, rezervoár tergální WŽ (převzato z Cammaerts 1974).



Obr. 4: Dorzální pohled na trichomy obklopující WŽ (SEM; foto: doc. Mgr. Jan Šobotník, Ph.D.)

Mandibulární žláza je také umístěna na hlavě a Kistner (1982) uvádí, že by se také mohla účastnit manipulace s hostitelskými mravenci. Mediotergální žláza ústí symetricky po stranách třetího abdomenálního tergitu a její účinky zatím nejsou přesně známy (Cammaerts 1974).

Podobné morfologické adaptace a komplexy žláz najdeme u *Adranes taylori* (Staphylinidae: Pselaphinae), severoamerického druhu ze subfamily Clavigerini. *A. taylori* je myrmekofilním druhem u *Lasius niger* a jeho adaptace jsou s *C. testaceus* téměř totožné. Stejně jako u *C. testaceus* u něj došlo k redukci očí, tykadel a křídel. Homologické typy sekretorických buněk, které u *C. testaceus* popsal Cammaerts (1974), byly popsány i u *A. taylori*, kde se také sdružují do složitých komplexů žláz, obklopených trsy trichomů (Akre & Hill 1976, 1973). Zatím není známo, zda vylučované látky odpovídají allomonům, které vylučuje *C. testaceus*. *A. taylori* se v mraveništích pohybuje hlavně v blízkosti mravenčích larev, od kterých je krmen trofalaxí, zatímco *C. testaceus* je krmen dělnicemi, u kterých vyvolává allomonem z WŽ regurgitaci (Akre & Hill 1976, Cammaerts 1974).

Mechanismus disperze *C. testaceus* mezi hnízdy není znám. Brouci jsou v hnízdě běžně přenášeni dělnicemi (Cammaerts 1999b). Experimentálně bylo ověřeno, že v laboratoři dokáží jedinci přežít i se samostatnou královnou zakladatelkou *L. flavus* až do vylihnutí prvních dělnic. Brouci se tedy pravděpodobně šíří forezí na mladých královnách při jejich svatebním letu, ačkoliv toto chování nebylo dosud pozorováno. Stejný způsob disperze vykazuje *Adranes taylori*, u něhož byla foreze na okřídlených královnách zaznamenána (Akre & Hill 1973).

Přesné detaily životního cyklu nejsou známy. Dospělci *Claviger testaceus* se po celý rok pohybují v hostitelském hnízdě, larvální stádium ale zatím nebylo popsáno. Vzhledem k tomu, že ani přes intenzivní studium *C. testaceus* nebyly larvy dosud pozorovány, je možné, že se larvální vývoj odehrává mimo hnízda hostitelských mravenců.

Brouci nenapodobují členy kolonie jako takové, namísto toho napodobují pomocí allomonů vylučovaných z WŽ jejich mrtvou kořist. Dělnice brouky po hnízdě ochotně přenášejí, zachází s nimi ale jako s kadaverem připravenými pro krmení larev. Larvy brouky také považují za připravenou potravu a pokoušejí se je konzumovat. Ochota přenášet jedince *C. testaceus* závisí na tom, zda se v hnízdě nachází generace starších larev, která již dostává pevnou stravu v podobě kadaverů. Starší larvy jsou krmeny převážně na jaře, v době, kdy není potřeba krmit larvy pevnou stravou, je kořist a s ní i *C. testaceus* odnášena do odpadních komůrek. Brouci se pak mohou volně pohybovat po hnízdě, nejčastěji je najdeme v komůrkách s potomstvem nebo v odpadních komůrkách (Cammaerts 1999b).

Myrmekofilní brouci, s přístupem do komůrek s potomstvem, se často živí predací larev hostitele (Hölldobler & Wilson 1990). U *C. testaceus* není konzumace larev běžná, brouci pouze olizují jejich

sekrety. Namísto larev vysávají brouci obsah hostitelských vajíček. Dále se dokáží živit vysáváním tekutin z mravenčí kořisti, ke které jsou silně atrahováni. Hlavní potravou *Claviger testaceus* je regurgitovaná strava od hostitelských dělnic (Cammaerts 1996, 1995). U integrovaných myrmekofilů, jako je *Lomechusa* či *Lomechusoides*, je běžné, že žadoní o orální trofalaxi napodobováním taktilních signálů dělnic (Hölldobler & Wilson 1990). Mechanickou stimulací ústního ústrojí tak nutí dělnice k regurgitaci potravy. Na rozdíl od výše zmíněných myrmekofilů, *C. testaceus* nenapodobuje při žadonění o potravu taktilní signály dělnic, ale stimulaci provádí vylučováním speciálních allomonů z WŽ. Potrava přitom není předávána orální trofalaxi, ale je regurgitována na ústní ústrojí brouka (Cammaerts 1995). Dělnice běžně regurgitují potravu pro larvy a na mrtvou kořist určenou na krmení larev. Regurgitace na tyto kadavery pomáhá larvám s enzymatickým trávením masité potravy. Úlovky samotné jsou chudé na cukry, které dělnice získávají nejčastěji z medovice mšic. Regurgitací těchto látek na kořist tak obohacují a vyvažují potravu larev (Pontin 1978). Samotné chování je u dělnic spouštěno přítomností látek, které se uvolňují z několik hodin starých kadaverů (Cammaerts 1996). *Claviger testaceus* vylučuje allomony podobné mrtvolným látkám a zneužívá tak toto chování typické pro *L. flavus* k získání potravy. Regurgitaci dělnic na *C. testaceus* vždy předchází olizování trichomů a ústního ústrojí brouka (Cammaerts 1996, 1995).

3 Materiál a metodika

3.1 Materiál

3.1.1 Sběr materiálu *Claviger*

Sběr materiálu *Claviger testaceus* (Staphylinidae: Pselaphinae) probíhal ve dvou obdobích. V dubnu 2016 a v březnu a dubnu 2017. Opakovaně jsem navštěvovala 5 lokalit, předem vytipovaných z existující literatury (Šíma a Kejval 2013, Boháč & Matějček 2003) či v debatách s českými entomology (Peter Hlaváč, Oto Nakládal, Jan Šobotník), z nichž byl *C. testaceus* zaznamenán pouze na vrchu Oblík (50°24'38.9"N a 13°48'24.2"E). Zde jsem během 2 sezón ulovila 25 jedinců z 9 hnízd mravence *Lasius flavus* (Tabulka č. 1; Formicidae: Formicinae).

Vrch Oblík se nachází v jihozápadní části Českého Středohoří, které je známé unikátní velkou biodiverzitou. Severní část kopce je zalesněna, na jižních svazích najdeme rozsáhlou lesostep, která je pravidelně spásána ovci. Vrchol kopce pokrývá step s hojným výskytem kavylu Ivanova (*Stipa pennata*, Poaceae) a hlaváčku jarního (*Adonis vernalis*, Ranunculaceae). Lesostep byla výrazně zvrásněna četnými hnízdy *Lasius flavus* (Formicidae: Formicinae). Sběr byl prováděn v lesostepních částech oblasti, kde byl největší výskyt hnízd hostitelských mravenců.

Tabulka 1: Lokality sběru *C. testaceus*

Druh	Pracovní označení	Lokalita	GPS	Datum	Počet vzorků
<i>Claviger testaceus</i>	Ohniště	Oblík	50°24'47.773"N, 13°48'46.254"E	2.4.2016	1
<i>Claviger testaceus</i>	Ohniště	Oblík	50°24'47.773"N, 13°48'46.254"E	8.4.2016	2
<i>Claviger testaceus</i>	Drn u cesty	Oblík	50°24'46.555"N, 13°48'48.137"E	2.4.2016	2
<i>Claviger testaceus</i>	Drn u cesty	Oblík	50°24'46.555"N, 13°48'48.137"E	8.4.2016	2
<i>Claviger testaceus</i>	Drn 1	Oblík	50°24'46.247"N, 13°48'44.931"E	8.4.2016	2
<i>Claviger testaceus</i>	Drn 2	Oblík	50°24'46.702"N, 13°48'46.167"E	8.4.2016	2
<i>Claviger testaceus</i>	Drn 3	Oblík	50°24'34.623"N, 13°48'44.381"E	26.3.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	Drn 3	Oblík	50°24'34.623"N, 13°48'44.381"E	31.3.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	U jasanu	Oblík	50°24'33.119"N, 13°48'41.209"E	26.3.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	U jasanu	Oblík	50°24'33.119"N, 13°48'41.209"E	31.3.2017	4
<i>Claviger testaceus</i>	U bezu	Oblík	50°24'32.396"N, 13°48'37.365"E	31.3.2017	3
<i>Claviger testaceus</i>	U bezu	Oblík	50°24'32.396"N, 13°48'37.365"E	6.4.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	Drn Kraj	Oblík	50°24'34.027"N, 13°48'43.806"E	31.3.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	Drn Kraj	Oblík	50°24'34.027"N, 13°48'43.806"E	6.4.2017	1
<i>Claviger testaceus</i>	Drn 4	Oblík	50°24'30.291"N, 13°48'34.623"E	31.3.2017	1

3.1.1.1 Metody sběru

Brouci byli hledáni jak pod kameny, které se na stepi vyskytovaly řídce, tak v kupovitých hnízdech mravenců. Kameny byly opatrně převráceny tak, aby došlo k minimálnímu poškození případných hnízd. Po prozkoumání kolonií byly kameny vráceny na původní místo. Pozitivní nález byl pod kameny pouze v jednu a to pod starým ohništěm na okraji stepi.

V případě kupek byla opatrně odstraněna část mraveniště a přenesena do bílé misky 40x20 cm. Obnažené mraveniště bylo prozkoumáno a v případě nálezu z něj byli brouci vyjmuti pinzetou a přeneseni do připravených plastových epruvet. Obsah misek byl důkladně prozkoumán a všichni nalezení brouci byli také přesunuti do označených epruvet. Do epruvet byl přidán materiál z hnízda zbavený mravenců. Z každého pozitivního hnízda byl vzorek mravenců pinzetou přenesen do zvláštní označené epruvety spolu s hnízdním materiálem. Zbylý hnízdní materiál z misky byl navrácen zpět do původního hnízda. Aby se zabránilo vysychání nasbíraného materiálu, byl do každé epruvety přidán navlhčený filtrační papír.

3.1.2 Sběr materiálu *Pella* spp.

Sběr brouků rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae) probíhal na lokalitách s výskytem hostitelského mravence *Lasius fuliginosus* (Formicinae). Brouci byli sbíráni dohromady na 5 lokalitách z 5 různých hnízd (viz tabulka č. 2). Sběr probíhal ve třech obdobích, v dubnu a v září roku 2016 a dále v březnu až květnu 2017. Vybrané lokality se nacházely poblíž vodních toků z důvodu četného výskytu starých mohutných stromů, které si *Lasius fuliginosus* pro svá hnízda často vybírá (Hölldobler & Wilson 1990). Zde jsem ve třech sezónách nalovila na 5 lokalitách celkem 64 brouků z 5 různých hnízd, z toho 47 bylo použito pro biostesty a zbytek uložen do RNAlateru pro další studium.

Lokality „Hostivař“ a „Hostivař nad pramenem“ byly v těsné blízkosti Hostivařské přehrady. Lokalitu pokrýval hustý smíšený les s hojným výskytem dubu letního (*Quercus robur*, Fagaceae) a javoru mléče (*Acer platanoides*, Sapindaceae). Lokalitu Krč pokrýval hustý porost dubu letního (*Quercus robur*, Fagaceae). Hnízdo na lokalitě „Hamerský rybník“ se nacházelo na hrázi rybníka v osamělém starém topolu (*Populus tremula*, Salicaceae). Lokalita „Pikovice“ byla nalezena na břehu řeky Sázavy, kde mezi řídkým porostem lísek (*Corylus avellana*, Betulaceae) rostla mohutná vykotlaná vrba bílá (*Salix alba*, Salicaceae), jejíž kmen byl silně napaden *Lasius fuliginosus*. Hnízda na lokalitách „Hostivař nad pramenem“ a „Krč“ byla výrazně polydomní, a vzhledem k absenci agonistického chování mezi dělnicemi z různých částí jedné domnělé kolonie jsem pro statistické účely brouky považovala za obyvatele téže kolonie.

Tabulka 2: Lokality sběru brouků rodu *Pella* spp.

Druh	Lokalita	GPS	Druh stromu	Vodní tok	Datum	Počet vzorků
<i>Pella funesta</i>	Hamerský rybník	50°3'5.411"N, 14°29'15.460"E	<i>Populus tremula</i>	Hamerský rybník	20.4.2016	1
<i>Pella funesta</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	21.4.2016	1
<i>Pella funesta</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	23.4.2016	3
<i>Pella funesta</i>	Hostivař	50°2'35.196"N, 14°32'12.357"E	<i>Acer platanoides</i>	Hostivařská nádrž	23.4.2016	2
<i>Pella funesta</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	8.9.2016	4
<i>Pella humeralis</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	8.9.2016	1
<i>Pella funesta</i>	Hostivař	50°2'35.196"N, 14°32'12.357"E	<i>Acer platanoides</i>	Hostivařská nádrž	8.9.2016	2
<i>Pella funesta</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	10.9.2016	4
<i>Pella funesta</i>	Krč	50°1'34.408"N, 14°27'41.488"E	<i>Quercus robur</i>	Kunratický potok	27.3.2017	1
<i>Pella funesta</i>	Hamerský rybník	50°3'5.411"N, 14°29'15.460"E	<i>Populus tremula</i>	Hamerský rybník	29.3.2017	4
<i>Pella funesta</i>	Hamerský rybník	50°3'5.411"N, 14°29'15.460"E	<i>Populus tremula</i>	Hamerský rybník	5.4.2017	2
<i>Pella funesta</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	8.4.2017	3
<i>Pella funesta</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	13.4.2017	2
<i>Pella funesta</i>	Hostivař	50°2'35.196"N, 14°32'12.357"E	<i>Acer platanoides</i>	Hostivařská nádrž	13.4.2017	3
<i>Pella funesta</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	15.4.2017	1
<i>Pella funesta</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	15.4.2017	2
<i>Pella humeralis</i>	Pikovice	49°52'31.368"N, 14°25'12.577"E	<i>Salix alba</i>	Sázava	20.4.2016	2
<i>Pella funesta</i>	Krč	50°1'34.408"N, 14°27'41.488"E	<i>Quercus robur</i>	Kunratický potok	22.4.2017	2
<i>Pella funesta</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	27.4.2017	2
<i>Pella funesta</i>	Hostivař nad pramenem	50°2'30.260"N, 14°32'24.060"E	<i>Quercus robur</i>	Hostivařská nádrž	1.5.2017	5

3.1.2.1 Metody sběru

Pro sběr brouků byly použity dvě metody, metoda prosevu sběru, nebo sběr lokalizovaného jedince exhaustorem. Pokud byl jedinec nalezen, jak se pohybuje v těsné blízkosti hnízda, byl odsát exhaustorem a umístěn do označené epruvety. Pro prosev byla lopatkou nasbírána hrabanka v těsné blízkosti hnízda. Ta byla proseta klasickým látkovým prosívadlem opatřeným drátěným sítím s oky

o průměru 1 cm. Prosetý materiál byl rozebírán v bílé misce o rozměrech 40x20cm. Nalezení brouci byli z misky vysáti exhaustorem a z něj umístěni do připravených plastových epruvet. Stejně jako v případě sběru *C. testaceus*, byl z každého hnízda odebrán určitý počet mravenců, kteří byli také umístěni do připravených označených epruvet. Do epruvet byl dále přidán materiál z těsné blízkosti hnízda a navlhčený filtrační papír.

3.1.3 Uložení živých vzorků před pozorováním chování

Brouci i mravenci byli před danými pokusy umístěni do Petriho misek o průměru 12 cm. Jako podklad jim sloužil nasbíraný hnízdní materiál doplněný útržkem mokré gázy. Gáza byla pravidelně vlhčena a vyměňována. Nachytaní mravenci byli krmeni směsí medu s vodou a dále kousky moučných červů. Brouci rodu *Pella* se živí mrtvými mravenci a proto byli pravidelně krmeni porcovanými mravenčími kadavery. *C. testaceus* se v přírodě živí tekutou potravou regurgitovanou hostitelskými mravenci, která obsahuje převážně medovici, proto byl stejně jako mravenci krmen tekutou směsí medu a vody (Cammaerts 1990).

3.1.3.1 Příprava vlastních pozorování

Všichni testovaní brouci jsou plně aktivní v podmínkách časného jara v České Republice (Šíma a Kejval 2013, Cammaerts 1999b), a proto byly živé vzorky skladovány v lednici se stálou teplotou 5°C, a to pouze po dobu nutnou pro dokončení všech pokusů s danou sérií, tj. maximálně 5 dní od sběru v přírodě. Při těchto podmínkách bylo přežívání i chování pokusných jedinců dobré, nedošlo k žádnému úhynu a žádné rozdíly nebyly zaznamenány mezi jedinci lišícími se v době skladování v lednici. Experimenty byly prováděny při teplotě 23° až 25°C, proto byly vzorky 2 hodiny před pokusem vyndány z lednice, aby se aklimatizovali k podmínkám experimentu.

3.1.4 Experimenty

Experiment byl namodelován tak, že byly oběma druhům brouků (*Pella* spp. i *C. testaceus*) postupně představeny 3 typy mravenců. Hostitelský druh mravence, který byl nasbírán v domácí kolonii, kde byl nalezen i brouk (DHM). Hostitelský druh mravence z jiné kolonie než v jaké byl nalezen brouk (CHM). Cizí druh mravence, který nebyl nikdy zaznamenán jako hostitelský druh daného brouka (CDM).

Samotné pokusy byly prováděny v Petriho miskách o průměru 6 cm, které byly přiklopeny víčkem a jejichž dno bylo pokryto filtračním papírem. Do každé misky byl opatrně umístěn jeden brouk a 5 jedinců z dané skupiny mravence. Z každého pokusu bylo fotoaparátem Canon EOS 6D kombinovaného s objektivem Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM natočeno deseti minutové video. Pro zefektivnění rychlosti natáčení byly současně natáčeny vždy dvě Petriho misky najednou,

ve full HD rozlišení nejvyšší kvality. Dohromady bylo natočeno 105 videí (tj. 210 nezávislých experimentů), z nich 2 videa byla vyřazena kvůli špatnému zaostření objektivu. Čistá doba vyhodnocených pokusů dosahuje 17,5 hodiny, tedy 35 hodin jednotlivých experimentů, z nichž každý byl opakovaně shlédnut, a všechny níže zmíněné prvky chování byly zaznamenány.

S. C. testaceus bylo provedeno 36 pokusů s DHM, 37 pokusů s CHM a 38 pokusů s CDM. S brouky rodu *Pella* bylo provedeno 28 pokusů s DHM, 36 pokusů s CHM a 31 pokusů s CDM. Většina pokusů byla provedena s *Pella funesta*, 3 pokusy byly provedeny mezi *Pella humeralis* a DHM.

P. funesta a *P. humeralis* jsou velmi podobné druhy a k jejich odlišení je nutné jedince usmrtit. Dle dříve provedených studií (Stoeffler a kol. 2011, Hölldobler 1981) nejsou v chování *P. funesta* a *P. humeralis* žádné rozdíly. Ani při našem pozorování nebyl mezi těmito brouky pozorován výrazný rozdíl v chování, proto ho stejně jako předchozí autoři zanedbáváme.

Po dokončení natáčení byli brouci usmrceni ve smrtičce o objemu 100 mL, do poloviny vyplněno vatou s 3-5 kapkami octanu ethylnatého, a dále skladováni v 70% ethanolu. Část vzorků byla uložena pro eventuální budoucí výzkum do RNAlateru, který je ideální ke konzervaci RNA a DNA. Identifikace jednotlivých brouků použitých pro získání výsledků byla potvrzena Ing. Peterem Hlaváčem.

3.1.5 Analýza dat

Zaznamenaná videa byla analyzována v programu Solomon Coder beta 17.03.22 (Péter 2011). Pro brouky a mravence byly definovány jednotlivé typy chování, jejichž počet a délka trvání byly sledovány a zaznamenány. Z každého pokusu vznikla tabulka v *.csv formátu, která byla zaznamenaná v Microsoft Excel 2013. Pro ilustraci jednotlivých typů pozorovaného chování bylo z vybraných souborů ve Windows Movie Maker 2012 vytvořeno souhrnné video ve formátu mp4* (viz příloha této práce).

Měřené jednotky jsou udávány v čase, přičemž jedna jednotka odpovídá 0,2s. Převedení jednotek na čas v celých sekundách nebylo z praktických důvodů provedeno, jelikož pozorované chování bylo natolik rychlé, že by následným převedením došlo ke ztrátě dat. Chování s jednorázovým projevem (neměřeno v časových jednotkách, ale v počtu událostí) je takové chování označeno písmenem J.

Sledované proměnné:

CDM = cizí druh mravence

CHM = hostitelský druh mravence z cizího hnízda

DHM = hostitelský druh mravence z domácího hnízda

J = jednorázová interakce

N = počet vzorků

m = průměrná hodnota

Mean rank = Průměrné pořadí proměnných seřazených podle velikosti (Kruskal-Wallis a Mann-Whitney testy)

p = hladina významnosti

3.1.5.1 Definice typů chování mravenců

Začátek interakce: Dochází ke kontaktu brouka s mravencem a iniciaci interakce.

Konec interakce: Kontakt mezi broukem a mravencem je ukončen.

Neutrální chování

Antenace: Interagující mravenec osahává tykadly všechny části broukova těla.

Čištění: Mravenec se zastaví na místě a pomalými pohyby se pokouší očistit si tykadla a celé tělo.

Pozitivní chování

Vyhnutí mravence (J): Mravenec při kontaktu s broukem výrazně mění směr dosavadního pohybu.

Útěk mravence: Po vzájemném kontaktu mravenec mění směr a zrychleně se pohybuje směrem od brouka.

Strnutí: Mravenec zůstává po kontaktu s broukem na místě, tykadla má vystrčena před sebe, je dezorientovaný a nereaguje na okolní podněty.

Olizování: Mravenec olizuje tělo brouka, převážně jeho zadeček a tykadla.

Agresivní chování

Kusadla: Mravenec v přítomnosti brouka doširoka otevírá kusadla.

Kousání: Mravenec se viditelně zakusuje do různých částí těla brouka.

Pronásledování: Po oddělení brouka a mravence mravenec pronásleduje brouka po aréně.

Útok zadečkem: Při kontaktu s broukem mravenec útočí na brouka ohnutím abdomenu pod tělo a stříkáním sekrece jedové žlázy, tedy kyseliny mravenčí (Hölldobler & Wilson 1990).

Táhnutí: Mravenec se zakusuje do těla brouka, zvedá ho z podkladu a pokouší se ho odtáhnout nebo odnést pryč.

3.1.5.2 *Studované behaviorální elementy *Claviger testaceus**

Neutrální chování

Čištění brouka (J): Brouk zůstává stát na místě a používá rychlé pohyby nohou k očištění tykadel a povrchu těla.

Pozitivní chování

Prezentace zadečku: Brouk zůstává stát na místě a nabízí trichomy na zadečku, který je bohatě opatřen žlázami, interagujícím mravencům.

Prezentace tykadel: Brouk setrvává v přítomnosti mravenců na místě a nabízí mravencům sekrety vylučované žlázami na tykadlech. Mravenci tyto sekrety olizují.

Obranné chování

Vyhnutí brouka (J): Brouk při hrozícím kontaktu s mravencem výrazně mění směr dosavadního pohybu.

Skrčení: Brouk se v přítomnosti mravenců přitiskne k podkladu.

Thanatóza: Brouk se přestává viditelně hýbat, končetiny jsou přitažené těsně k tělu, nebo vytrčeny do vzduchu, jako je tomu u mrtvého jedince.

3.1.5.3 *Studované behaviorální elementy *Pella spp.**

Neutrální chování

Čištění: Brouk zůstává stát na místě a používá tykadla a ústní ústrojí k očištění kutikuly.

Obranné chování

Vyhnutí brouka (J): Brouk při hrozícím kontaktu s mravencem výrazně mění směr dosavadního pohybu.

Skrčení: Brouk zůstává na jednom místě přikrčený k podkladu. Zadeček má přitom ohnutý nad tělo a dále zůstává nehybný.

Prezentace zadečku: Brouk v přítomnosti mravenců ohýbá zadeček nad hrud', čímž usnadňuje prezentaci sekretů z tergálních žláz.

Uvolnění tergální žlázy (J): Brouk v přítomnosti mravenců uvolní ze zadečku kapku tekutiny. Mravenci z bezprostřední blízkosti brouka prchají.

Thanatóza: Brouk se přestává hýbat, končetiny jsou přitažené těsně k tělu, nebo vytrčeny do vzduchu, jako je tomu u mrtvého jedince. Zadeček je i při thanatóze ohnutý nad tělo.

Útěk brouka: Po vzájemném kontaktu brouci urychleně přechají z blízkosti mravence.

3.1.6 Zpracování dat

Všechny statistické testy byly prováděny v programu SPSS IBM Statistics 23 (Ennos 2007). Normalita rozdělení souboru dat byla ověřena Kolmogorov-Smirnovovým testem. U všech analýz byla akceptována hladina významnosti $p < 0,05$, všechny proměnné byly očištěny od extrémních hodnot.

3.1.6.1 Analýza četností jednotlivých chování

Pro porovnání četností výskytu jednotlivých typů chování u vybraných druhů brouků (*Claviger testaceus* a *Pella* spp.) byl použit dvouvýběrový t-test. Před každým t-testem byl proveden Leveneho test shody rozptylů. Následně byly t-testem porovnávány rozdíly v četnosti výskytu chování (v časových jednotkách 0,2s nebo v počtech jednorázových projevů chování) u jednotlivých druhů brouků a dále četnosti výskytu chování mravenců vůči broukům.

Další částí statistické analýzy bylo porovnání, zda se liší chování vybraných druhů brouků a mravenců a to při interakcích brouků s následujícími třemi kategoriemi mravenců: hostitelských druhů mravenců z domácí kolonie, hostitelských druhů mravenců z cizí kolonie a cizího druhu mravence. U *C. testaceus* byl jako hostitelský druh zvolen *Lasius flavus* (Formicinae) a jako cizí druh *Lasius fuliginosus* (Formicinae), u kterého se *C. testaceus* běžně nevyskytuje. Naopak pro brouky rodu *Pella* byl jako hostitelský druh vybrán *Lasius fuliginosus* a jako cizí druh *Lasius flavus*.

Četnosti chování u vybraných skupin mravenců

K zjištění, zda se statisticky významně liší četnost výskytu chování vůči broukovi u těchto tří skupin mravenců, byla použita parametrická analýza rozptylu (ANOVA). Třídící proměnou byla kategorie mravence a závislou proměnou postupně jednotlivé typy chování. V případě, že ANOVA ukázala signifikantní rozdíl mezi rozptyly daných skupin, byly provedeny následné testy, které ukázaly, mezi kterými skupinami se tento rozdíl nachází. V případě shody rozptylů byl použit Tukeyho HSD test, pro neshodné rozptyly byl použit Games-Howellův test. Analogicky byly zjišťovány rozdíly v chování brouka vůči třem skupinám mravenců.

3.1.6.2 Analýza míry agresivity mravenců

Poslední částí statistické analýzy bylo porovnání míry agresivity mravenců vůči broukům u třech výše stanovených kategorií mravenců. Pro zjištění míry agresivity mravenců vůči myrmekofilním broukům byla aplikována stejná metodika, jakou použil Stoeffler a kol. (2011) při pokusech s různými druhy brouků rodu *Pella* a jejich hostitelem *Lasius fuliginosus*, s tím rozdílem, že v mé práci byla aplikována i na integrovaný druh *Claviger testaceus*. Ze zaznamenaných interakcí byl pro každý

jednotlivý pokus vypočítán index agresivity mravenců. Vypočítané indexy agresivity daných skupin mravenců byly následně mezi sebou statisticky porovnány. Jednotlivé typy chování mravence byly rozděleny na neutrální a agresivní interakce. Každému chování byla podle předpokládané agresivity přiřazena číselná hodnota. Neutrálním interakcím byla přiřazena nula, agresivním hodnota od 1 do 4 (Tabulka č. 3). Jednotlivé interakce vždy začínaly polem Začátek interakce a končily polem Konec interakce.

Tabulka č. 3: Typy chování a jejich přiřazené hodnoty

Typ chování	Interakce	Hodnota agresivity
Neutrální	Antenace	0
Neutrální	Čištění	0
Pozitivní	Olizování	0
Pozitivní	Vyhnutí mravence	0
Pozitivní	Útěk mravence	0
Pozitivní	Strnutí	0
Agresivní	Čelisti	1
Agresivní	Kousání	2
Agresivní	Táhnutí	2
Agresivní	Pronásledování	3
Agresivní	Útok zadečkem	4

Vzorec pro výpočet agresivity:

$$A_{\text{Imrav}} = (\Sigma K_{u\check{c}} * 1 + \Sigma K_{o\check{c}} * 2 + \Sigma T_{\check{a}\check{c}} * 2 + \Sigma P_{r\check{c}} * 3 + \Sigma \check{U}z\check{c} * 4) : \Sigma T_{o\check{c}}$$

Hodnoty ve vzorci jsou celkovým časem výskytu těchto interakcí:

- $K_{u\check{c}}$ = Kusadla
- $K_{o\check{c}}$ = Kousání
- $T_{\check{a}\check{c}}$ = Táhnutí
- $P_{r\check{c}}$ = Pronásledování
- $\check{U}z\check{c}$ = Útok zadečkem
- $T_{o\check{c}}$ = Celkový čas interakcí

Pro zjištění, zda existuje statisticky významný rozdíl ve výskytu agresivního chování mezi výše zmíněnými třemi kategoriemi mravenců, byl použit neparametrický Kruskal-Wallisův test. Protože pro výpočet indexu agresivity byly použity uměle přiřazené hodnoty, nejedná se o kardinální, nýbrž ordinální proměnnou. V případě zamítnutí nulové hypotézy (H_0 : mezi skupinami neexistuje statisticky významný rozdíl) byla přijata alternativní hypotéza (H_1 : alespoň mezi dvěma skupinami existuje statisticky významný rozdíl). Pro zjištění, mezi kterými skupinami existují rozdíly, byly použity následné neparametrické Mann-Whitneyho testy.

4 Výsledky

4.1 Analýza četností jednotlivých chování

Následující analýza ukazuje výsledky t-testů, které porovnávají četnost výskytu chování mravenců při kontaktu s jednotlivými druhy brouků, a následně také srovnává četnosti chování jednotlivých druhů brouků. Celkové deskriptivní tabulky všech interakcí mravenců jsou pro *C. testaceus* uvedeny v tabulce č. 4. a pro *Pella* spp. v tabulce č. 5. Souhrnné deskriptivní tabulky chování brouků při interakci s mravenci jsou pro *C. testaceus* uvedeny v tabulce č. 7 a pro *Pella* spp. v tabulce č. 8

Rozdíly v četnosti chování mravenců při interakci s daným broukem

Souhrnné údaje výsledků t-testu pro četnosti chování mravenců s oběma druhy brouků jsou uvedeny v tabulce č. 6.

Neutrální chování

Mravenec antenace

Průměrné četnosti výskytu antenace mravenců vůči broukům vykazovaly rozdíl s hladinou významnosti $p=0,010$. Průměr byl mírně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=577,92$) než u *C. testaceus* ($N=111$, $m=568,67$).

Čištění mravence

Průměrné četnosti výskytu čištění mravenců po kontaktu s brouky vykazovaly rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. Průměr byl výrazně vyšší u *C. testaceus* ($N=110$, $m=90,336$) než u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=5,547$).

Pozitivní chování

Mravenec olizování

Průměrné četnosti výskytu olizování brouků mravencem vykazovaly velký rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. U *C. testaceus* se olizování vyskytovalo ve zvýšené míře ($N=111$, $m=128,24$), zatímco u brouků rodu *Pella* nebylo v pokusech toto chování pozorováno ($N=95$, $m=0,00$).

Strnutí

Průměrné četnosti výskytu strnutí mravence po kontaktu s broukem vykazovaly signifikantní rozdíl s hladinou významnosti $p=0,022$. Průměr byl přibližně o třetinu vyšší po kontaktu s *C. testaceus* ($N=111$, $m=974,83$) než s brouky rodu *Pella* ($N=95$, $m=650,78$). V obou případech se u mravenců toto chování vyskytovalo výrazně často.

Vyhnutí mravence (J)

Průměrné četnosti výskytu vyhnutí mravence při kontaktu s broukem vykazovaly signifikantní rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$ (chování je udáváno v počtech jednotlivých událostí). Průměr byl výrazně vyšší při kontaktem s brouky rodu *Pella* ($N=95$, $m=4,53$) než u *C. testaceus*, kterým se mravenci vyhýbali minimálně ($N=111$, $m=1,14$).

Útěk mravence

Průměrné četnosti výskytu útěku mravence po kontaktu s broukem vykazovaly statisticky významný rozdíl (hladina významnosti $p=0,000$). Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=5,44$) než u *C. testaceus*, před kterými mravenci utíkali méně ($N=111$, $m=1,31$).

Agresivní chování

Mravenec kusadla

V průměrné četnosti výskytu roztažených kusadel mravence při kontaktu s broukem nebyl žádný statisticky významný rozdíl ($p=0,186$). U obou druhů brouků bylo toto chování pozorováno ve zvýšené míře (*Pella* spp.: $N=95$, $m=385,77$; *Claviger*: $N=110$, $m=333,48$).

Mravenec kousání

Průměrné četnosti kousání mravenců se při kontaktu s jednotlivými druhy brouků výrazně lišily ($p=0,000$). Častěji se kousání vyskytovalo u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=239,89$), méně pak u *C. testaceus* ($N=109$, $m=85,71$). Oba druhy brouků mravenci kousali velmi často.

Mravenec táhnutí

Mezi průměrnou četností výskytu táhnutí brouků mravencem nebyl mezi pozorovanými druhy brouků statisticky významný rozdíl ($p=0,260$). U obou druhů brouků bylo toto chování pozorováno, ale vyskytovalo se pouze v 15 z celkových 204 pokusů. Průměr četností výskytu byl pro *Pella* spp. $N=93$, $m=3,97$ a u *C. testaceus* $N=111$, $m=3,97$.

Mravenec pronásledování

Průměrné četnosti výskytu pronásledování brouka mravencem vykazovaly rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=94$, $m=28,14$) než u *C. testaceus*, které mravenci pronásledovali jen minimálně ($N=111$, $m=1,46$).

Útok zadečkem

Průměrné četnosti výskytu útoku mravence zadečkem proti broukům vykazovaly signifikantní rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=64,206$) než u *C. testaceus*, na které mravenci útočili zadečkem méně ($N=110$, $m=11,25$).

Tabulka č. 4: Deskriptivní tabulka celkového výskytu chování mravenců vůči *C. testaceus*

Typ chování	N	Minimum	Maximum	Průměr	Std. odchylka
Antenace	111	28,000	2618,000	568,667	556,044
Čištění	110	0,000	525,000	90,336	125,478
Olizování	111	0,000	1563,000	128,243	265,674
Strnutí	111	0,000	3720,000	974,829	1162,082
Vyhnutí mravence (J)	111	0,000	12,000	1,135	2,226
Útěk mravence	111	0,000	34,000	1,306	4,850
Kusadla	111	0,000	1532,000	252,216	282,026
Kousání	111	0,000	1647,000	110,505	222,746
Táhnutí	111	0,000	83,000	1,955	11,195
Pronásledování	111	0,000	82,000	1,459	8,488
Útok zadečkem	110	0,000	151,000	11,245	26,178

Tabulka č. 5: Deskriptivní tabulka celkového výskytu chování mravenců vůči *Pella* spp.

Typ chování	N	Minimum	Maximum	Průměr	Std. odchylka
Antenace	95	15,000	2077,000	577,920	390,733
Čištění	95	0,000	83,000	5,547	16,409
Olizování	95	0,000	0,000	0,000	0,000
Strnutí	95	0,000	3153,000	650,780	851,276
Vyhnutí mravence (J)	95	0,000	18,000	4,530	4,390
Útěk mravence	95	0,000	44,000	5,440	8,021
Kusadla	95	13,000	964,000	385,770	240,660
Kousání	95	0,000	723,000	239,890	188,875
Táhnutí	93	0,000	77,000	3,970	13,801
Pronásledování	94	0,000	166,000	28,140	34,749
Útok zadečkem	95	0,000	301,000	62,600	64,206

Tabulka č. 6: Rozdíly v četnosti chování mravenců při interakci s daným broukem

Typ chování	<i>Claviger testaceus</i>	<i>Pella</i>	Rozdíl v průměrech	Signifikance t-testu	N _C	N _P	Signifikantní rozdíly
Antenace	568,67	577,92	9,25	0,892	111	95	ne
Čištění	90,34	5,55	84,79	0,000	110	95	ano
Olizování	128,24	0,00	128,24	0,000	111	95	ano
Strnutí	974,83	650,78	324,05	0,026	111	95	ano
Vyhnutí mravence (J)	1,14	4,53	3,39	0,000	111	95	ano
Útěk mravence	1,31	5,44	4,14	0,000	111	95	ano
Kusadla	333,48	385,77	52,29	0,178	111	95	ne
Kousání	85,71	239,89	154,19	0,000	109	95	ano
Táhnutí	1,95	3,97	2,01	0,251	111	93	ne
Pronásledování	1,46	28,14	26,68	0,000	111	94	ano
Útok zadečkem	11,25	62,60	51,36	0,000	110	95	ano

Rozdíly v četnosti chování brouků při interakci s mravenci

Souhrnné údaje výsledků t-testu pro četnosti chování brouků při interakci s mravenci jsou uvedeny v tabulce č. 9.

Neutrální chování

Čištění brouka

Průměrné četnosti výskytu čištění brouka vykazovali velký rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. U *C. testaceus* se čištění vyskytovalo běžně ($N=111$, $m=60,08$), zatímco u brouků rodu *Pella* nebylo v pokusech toto chování pozorováno ($N=95$, $m=0,00$).

Pozitivní chování

Prezentace tykadel

Průměrné četnosti výskytu prezentace tykadel vykazovaly velký rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. U *C. testaceus* se prezentace tykadel vyskytovala poměrně zřídka ($N=109$, $m=23,33$), zatímco u brouků rodu *Pella* nebylo v pokusech toto chování vůbec pozorováno ($N=95$, $m=0,00$).

Prezentace zadečku

Průměrné četnosti výskytu prezentace zadečku brouka vykazovaly rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$ a byly u obou brouků vysoké. Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=609,48$) a byl téměř dvojnásobný než u *C. testaceus*, u kterých se toto chování v pozorovaných pokusech vyskytovalo také ve zvýšené míře ($N=111$, $m=333,01$).

Agresivní chování

Vyhnutí brouka (J)

Průměrné četnosti výskytu vyhnutí brouka při kontaktu s mravencem vykazovaly signifikantní rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$ (chování je udáváno v počtech jednotlivých událostí). Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=95$, $m=5,36$) než u *C. testaceus*, kteří se mravencům vyhýbali minimálně ($N=111$, $m=0,01$).

Skrčení

Průměrné četnosti výskytu skrčení brouka vykazovaly rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. Průměr byl výrazně vyšší u brouků rodu *Pella* ($N=94$, $m=228,45$) než u *C. testaceus*, u kterých se toto chování v pozorovaných pokusech téměř nevyskytovalo ($N=111$, $m=3,39$).

Uvolnění tergální žlázy (J)

Průměrné četnosti výskytu uvolnění tergální žlázy brouka vykazovaly statisticky významný rozdíl (hladina významnosti $p=0,000$, chování je udáváno v počtech jednotlivých událostí). Uvolnění

tergální žlázy bylo pozorováno jen vzácně a to pouze u brouků rodu *Pella* (N=95, m=0,56) zatímco u *C. testaceus* toto chování nebylo pozorováno (N=111, m=0,00).

Thanatóza

V průměrné četnosti výskytu thanatózy brouků nebyl žádný statisticky významný rozdíl ($p=0,963$). U obou druhů brouků bylo toto chování pozorováno, ale vyskytovalo se pouze v 34 z celkových 203 pokusů. Průměr četností výskytu byl pro *Pella spp.* N=93, m=25,27 a pro *C. testaceus* N=110, m=24,68.

Útěk brouka

Průměrné četnosti výskytu útěku brouka při kontaktu s mravencem vykazovaly velký rozdíl s hladinou významnosti $p=0,000$. Brouci rodu *Pella* utíkali před mravenci běžně (N=94, m=59,81), zatímco u *C. testaceus* nebylo v pokusech toto chování pozorováno (N=111, m=0,00).

Tabulka č. 7: Deskriptivní tabulka celkového výskytu chování *C. testaceus*

Typ chování	N	Minimum	Maximum	Průměr	Std. odchylka
Čištění brouka	111	0,000	613,000	60,081	118,093
Prezentace tykadel	109	0,000	435,000	23,330	68,641
Prezentace zadečku	111	0,000	2481,000	333,009	428,470
Vyhnutí brouka	111	0,000	1,000	0,009	0,095
Skrčení	111	0,000	158,000	3,387	19,087
Uvolnění tergální žlázy	111	0,000	0,000	0,000	0,000
Thanatóza	111	0,000	3007,000	51,550	293,465
Útěk brouka	111	0,000	5,000	0,045	0,475

Tabulka č. 8: Deskriptivní tabulka celkového výskytu chování *Pella spp.*

Typ chování	N	Minimum	Maximum	Průměr	Std. odchylka
Čištění brouka	95	0,000	0,000	0,000	0,000
Prezentace tykadel	95	0,000	0,000	0,000	0,000
Prezentace zadečku	95	13,000	2666,000	609,480	437,224
Vyhnutí brouka	95	0,000	18,000	5,360	4,179
Skrčení	95	0,000	2071,000	247,840	305,237
Uvolnění tergální žlázy	95	0,000	4,000	0,560	1,108
Thanatóza	95	0,000	1669,000	55,030	228,389
Útěk brouka	94	0,000	347,000	59,810	63,781

Tabulka č. 9: Rozdíly v četnosti chování brouků při interakci s mravenci

Typ chování	<i>Claviger testaceus</i>	<i>Pella</i> spp.	Rozdíl v průměrech	Signifikance t-testu	N _c	N _p	Signifikantní rozdíly
Čištění brouka	60,08	0,00	60,08	0,000	111	95	ano
Prezentace tykadel	23,33	0,00	23,33	0,001	109	95	ano
Prezentace zadečku	333,01	609,48	276,48	0,000	111	95	ano
Vyhnutí brouka (J)	0,01	5,36	5,35	0,000	111	95	ano
Skrčení	3,39	228,45	225,06	0,000	111	94	ano
Uvolnění terg žlázy (J)	0,00	0,56	0,56	0,000	111	95	ano
Thanatóza	24,68	25,27	0,59	0,963	110	93	ne
Útěk brouka	0,05	59,81	59,76	0,000	111	94	ano

Četnosti chování u vybraných skupin mravenců

Na následujícím příkladu roztažení kusadel je podrobně popsána statistická analýza chování daných skupin mravenců vůči *Claviger testaceus* a *Pella* spp. Analogicky byly analyzovány všechny ostatní typy chování mravenců vůči broukům, které jsou v dalším odstavci popsány již souhrnně. Všechny výsledky testů chování jednotlivých skupin mravenců jsou pro *C. testaceus* obsaženy v tabulce č. 10 a pro *Pella* spp. v tabulce č. 11.

Mravenec kusadla

C. testaceus

ANOVA prokázala, že existuje signifikantní rozdíl v četnosti roztahování kusadel mezi skupinami mravenců při kontaktu s *C. testaceus* (n=111, F=11,601 p=0,000). Následný Games-Howellův test ukázal, že největší četnost roztažených kusadel vykazoval hostitelský mravenec z cizího hnízda se signifikantním rozdílem od zbytku skupin (p=0,000, cizí hostitelský druh: m=412,68, cizí druh: m=133,08 a p=0,020, domácí: 213,06). Mezi četností výskytu u domácího a cizího druhu mravence nebyl výrazný rozdíl (p=0,118, domácí: m=213,06, cizí druh: m=133,08).

Pella spp.

ANOVA prokázala, že existuje signifikantní rozdíl v četnosti roztahování kusadel mezi skupinami mravenců při kontaktu s *Pella* spp. (n=95, F=14,560 p=0,000). Následný Games-Howellův test ukázal, že největší četnost roztažených kusadel vykazoval cizí druh mravence se signifikantním rozdílem od zbytku skupin (p=0,000, cizí: m=286,36 a p=0,020, domácí: m=328,89). Mezi četností výskytu u domácího a hostitelského druhu mravence z cizího hnízda nebyl výrazný rozdíl (p=0,708; domácí: m=328,89, cizí hostitelský druh: m=552,58).

Mravenec kousání

Existoval signifikantní rozdíl v četnosti kousání u jednotlivých skupin mravenců vůči *C. testaceus*. Nejčastěji se kousání projevovalo u CHM, u kterých bylo pozorováno ve zvýšené míře, nejméně pak u DHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a CDM.

Existoval signifikantní rozdíl v četnosti kousání u jednotlivých skupin mravenců vůči *Pella* spp. Nejčastěji se kousání projevovalo u CDM, u kterých bylo pozorováno ve zvýšené míře, nejméně pak u CHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti kousání nebyl prokázán mezi CHM a CDM.

Táhnutí

Mezi jednotlivými skupinami nebyl významný statistický rozdíl v četnosti táhnutí *C. testaceus* mravencem. Toto chování bylo pozorováno pouze u CDM, ale výsledek analýzy nebyl signifikantní. Mezi jednotlivými skupinami mravenců nebyl významný statistický rozdíl v četnosti táhnutí brouků rodu *Pella*. U všech kategorií se chování vyskytovalo ve stejné míře.

Mravenec pronásledování

V četnostech pronásledování *C. testaceus* nebyl mezi jednotlivými skupinami mravenců statisticky významný rozdíl.

Existoval signifikantní rozdíl v četnosti pronásledování *Pella* spp. jednotlivými skupinami mravenců. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CDM, nejméně pak u CHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti pronásledování brouků nebyl prokázán mezi CHM a CDM.

Útok zadečkem

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti útoku zadečkem na *C. testaceus*. Nejčastěji se kousání projevovalo u CDM, nejméně pak u DHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a CDM, ani mezi CHM a DHM.

Mezi jednotlivými skupinami mravenců nebyl signifikantní rozdíl v četnosti útoku zadečkem na brouky rodu *Pella*. Toto chování bylo pozorováno u všech skupin ve stejné míře.

Antenace

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti antenace při kontaktu s *C. testaceus*. Nejčastěji se toto chování projevovalo u DHM, nejméně pak u CDM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a DHM.

Mezi všemi skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti antenace při kontaktu s *Pella* spp. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CDM, méně pak u DHM, nejméně u CHM. U všech skupin se chování vyskytovalo ve vysoké míře.

Čištění mravence

Existoval signifikantní rozdíl v četnosti pozorovaného čištění mravence u jednotlivých skupin mravenců po kontaktu s *C. testaceus*. Nejčastěji se projevovalo u DHM, u kterých bylo pozorováno ve zvýšené míře, nejméně pak u CDM, kde nebylo pozorováno téměř vůbec. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi DHM a CDM.

Existoval signifikantní rozdíl v četnosti pozorovaného čištění mravence u jednotlivých skupin mravenců po kontaktu s *Pella* spp. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a CDM, u DHM nebylo čištění mravence pozorováno.

Olizování mravencem

Existoval výrazný signifikantní rozdíl v četnosti olizování *C. testaceus* mezi všemi skupinami mravenců. Nejčastěji se projevovalo u DHM, u kterých bylo pozorováno ve vysoké míře, méně pak u CHM a nejméně u CDM, kde nebylo pozorováno téměř vůbec.

Olizování brouků rodu *Pella* nebylo u žádné z pozorovaných skupin mravenců pozorováno.

Strnutí mravence

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti strnutí po kontaktu s *C. testaceus*. U všech skupin se strnutí vyskytovalo ve vysoké míře. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CDM, nejméně pak u DHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a DHM.

Vyhnutí mravence (J)

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti vyhnutí mravence po kontaktu s *C. testaceus*. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CDM, nejméně pak u DHM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a DHM. Celkově bylo vyhýbání mravenců pozorováno jen málo.

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti vyhnutí mravence po kontaktu s *Pella* spp. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CHM, nejméně pak u CDM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CDM a DHM.

Útěk mravence

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti útěku po kontaktu s *C. testaceus*. Toto chování se vyskytovalo jen u CDM a to pouze výjimečně. U zbylých skupin mravenců nebyl útěk pozorován.

Mezi jednotlivými skupinami mravenců existoval signifikantní rozdíl v četnosti útěku po kontaktu s brouky rodu *Pella*. Nejčastěji se toto chování projevovalo u CHM, nejméně pak u CDM. Statisticky významný rozdíl v četnosti pronásledování brouků nebyl prokázán mezi CHM a CDM.

Tabulka č. 10: Rozdíly v chování skupin mravenců při kontaktu s *Claviger testaceus*

Typ chování	ANOVA	Typ A	Typ B	Signifikance G-H	Rozdíl v průměrech	Průměr A	Průměr B	Signifikantní rozdíly	N
Kusadla	0,000	DHM	CHM	0,020	199,62	213,06	412,68	ano	111
	0,000	CHM	CDM	0,000	279,60	412,68	133,08	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,118	79,98	133,08	213,06	ne	111
Kousání	0,120	DHM	CHM	0,032	152,10	29,19	181,30	ano	111
	0,120	CHM	CDM	0,557	62,69	181,30	118,61	ne	111
	0,120	CDM	DHM	0,001	89,41	118,61	29,19	ano	111
Táhnutí	0,037	DHM	CHM	1,000	0,00	0,00	0,00	ne	111
	0,037	CHM	CDM	0,159	5,71	0,00	5,71	ne	111
	0,037	CDM	DHM	0,159	5,71	5,71	0,00	ne	111
Pronásledování	0,619	DHM	CHM	-	-	2,42	1,54	ne	111
	0,619	CHM	CDM	-	-	1,54	0,47	ne	111
	0,619	CDM	DHM	-	-	0,47	2,42	ne	111
Útok zadečkem	0,046	DHM	CHM	0,437	6,83	3,83	10,67	ne	110
	0,046	CHM	CDM	0,488	8,15	10,67	18,82	ne	110
	0,046	CDM	DHM	0,014	14,98	18,82	3,83	ano	110
Antenace	0,000	DHM	CHM	0,941	48,31	750,44	702,14	ne	111
	0,000	CHM	CDM	0,000	435,64	702,14	266,50	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,000	483,94	266,50	750,44	ano	111
Čištění mravence	0,001	DHM	CHM	0,942	11,03	128,69	117,67	ne	110
	0,001	CHM	CDM	0,001	89,56	117,67	28,11	ano	110
	0,001	CDM	DHM	0,002	100,59	28,11	128,69	ano	110
Olizování	0,000	DHM	CHM	0,001	266,82	329,39	62,57	ano	111
	0,000	CHM	CDM	0,001	60,94	62,57	1,63	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,000	327,76	1,63	329,39	ano	111
Strnutí	0,000	DHM	CHM	0,134	1973,59	222,33	452,89	ne	111
	0,000	CHM	CDM	0,000	230,56	452,89	2195,92	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,000	1743,03	2195,92	222,33	ano	111
Vyhnutí mravence	0,000	DHM	CHM	0,344	0,27	0,14	0,41	ne	111
	0,000	CHM	CDM	0,000	2,38	0,41	2,79	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,000	2,65	2,79	0,14	ano	111
Útěk mravence	0,000	DHM	CHM	1,000	0,00	0,00	0,00	ne	111
	0,000	CHM	CDM	0,012	3,82	0,00	3,82	ano	111
	0,000	CDM	DHM	0,012	3,82	3,82	0,00	ano	111

Tabulka č. 11: Rozdíly v chování skupin mravenců při kontaktu s *Pella* spp.

Typ chování	ANOVA	Typ A	Typ B	Signifikance G-H	Rozdíl v průměrech	Průměr A	Průměr B	Signifikantní rozdíly	N
Kusadla	0,000	DHM	CHM	0,690	42,53	328,89	552,58	ne	95
	0,000	CHM	CDM	0,000	266,22	552,58	286,36	ano	95
	0,000	CDM	DHM	0,002	223,69	286,36	328,89	ano	95
Kousání	0,000	DHM	CHM	0,993	3,25	160,61	157,36	ne	95
	0,000	CHM	CDM	0,000	249,99	157,36	407,35	ano	95
	0,000	CDM	DHM	0,000	246,75	407,35	160,61	ano	95
Táhnutí	0,323	DHM	CHM	-	-	6,92	1,58	ne	93
	0,323	CHM	CDM	-	-	1,58	4,26	ne	93
	0,323	CDM	DHM	-	-	4,26	6,92	ne	93
Pronásledování	0,000	DHM	CHM	0,914	1,87	16,79	14,92	ne	94
	0,000	CHM	CDM	0,000	39,68	14,92	54,60	ano	94
	0,000	CDM	DHM	0,001	37,81	54,60	16,79	ano	94
Útok zadečkem	0,731	DHM	CHM	-	-	70,50	60,69	ne	95
	0,731	CHM	CDM	-	-	60,69	57,68	ne	95
	0,731	CDM	DHM	-	-	57,68	70,50	ne	95
Antenace	0,000	DHM	CHM	0,047	147,60	523,57	375,97	ano	95
	0,000	CHM	CDM	0,000	485,54	375,97	861,52	ano	95
	0,000	CDM	DHM	0,004	337,95	861,52	523,57	ano	95
Čištění mravence	0,041	DHM	CHM	0,020	10,33	0,00	10,33	ano	95
	0,041	CHM	CDM	0,474	5,33	10,33	5,00	ne	95
	0,041	CDM	DHM	0,178	5,00	5,00	0,00	ne	95
Olizování	1,000	DHM	CHM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CHM	CDM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CDM	DHM	-	-	0,00	0,00	ne	95
Strnutí	0,000	DHM	CHM	0,976	49,33	866,89	916,22	ne	95
	0,000	CHM	CDM	0,000	768,90	916,22	147,32	ano	95
	0,000	CDM	DHM	0,001	719,57	147,32	866,89	ano	95
Vyhnutí mravence	0,000	DHM	CHM	0,004	3,44	3,50	6,94	ano	95
	0,000	CHM	CDM	0,000	4,30	6,94	2,65	ano	95
	0,000	CDM	DHM	0,534	0,86	2,65	3,50	ne	95
Útěk mravence	0,003	DHM	CHM	0,556	2,22	6,00	8,22	ne	95
	0,003	CHM	CDM	0,003	6,51	8,22	1,71	ano	95
	0,003	CDM	DHM	0,008	4,29	1,71	6,00	ano	95

Četnosti chování u vybraných skupin brouků

Souhrnné údaje chování brouků při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců jsou pro *C. testaceus* uvedeny v tabulce č. 12 a pro *Pella* spp. v tabulce č. 13.

Vyhnutí brouka (J)

V četnosti vyhýbání se mravencům neexistoval u *C. testaceus* při kontaktu s danými skupinami mravenců statisticky významný rozdíl. Vyhnutí brouka bylo pozorováno pouze výjimečně při kontaktu s CDM.

V četnosti vyhýbání se mravencům neexistoval u brouků rodu *Pella* při kontaktu s danými skupinami mravenců statisticky významný rozdíl. Vyhnutí brouka bylo pozorováno při kontaktu se všemi skupinami ve stejné míře.

Skrčení brouka

V četnosti skrčení *C. testaceus* při kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Skrčení brouka bylo pozorováno pouze výjimečně při kontaktu s CDM, u ostatních skupin nebylo zaznamenáno.

V četnosti skrčení brouků rodu *Pella* při kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Skrčení brouka bylo pozorováno při kontaktu se všemi skupinami ve vysoké míře.

Uvolnění tergální žlázy (J)

Uvolnění tergální žlázy nebylo u *C. testaceus* při kontaktu s mravenci pozorováno.

V četnosti pozorovaného uvolnění tergální žlázy *Pella* spp. nebyl při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců rozdíl. Toto chování se při kontaktu se všemi skupinami vyskytovalo ve stejné míře.

Útěk brouka

V četnosti útěku *C. testaceus* při kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Útěk brouka byl pozorován pouze výjimečně při kontaktu s CDM, u ostatních skupin se nevyskytoval.

Při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců existoval u brouků rodu *Pella* signifikantní rozdíl v četnosti útěku. Nejčastěji se toto chování projevovalo při kontaktu s CDM, méně u CHM, nejméně pak u DHM.

Thanatóza

Mezi četností výskytu thanatóz *C. testaceus* při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců nebyl významný statistický rozdíl. Toto chování bylo pozorováno při kontaktu s CDM, ale výsledek analýzy nebyl signifikantní.

V četnosti výskytu thanatózy brouků rodu *Pella* při kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Thanatóza byla pozorována při kontaktu se všemi skupinami mravenců.

Prezentace zadečku

Při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců existoval u *C. testaceus* signifikantní rozdíl v četnosti prezentace zadečku. Nejčastěji se toto chování projevovalo u DHM, nejméně pak u CDM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování nebyl prokázán mezi CHM a DHM. Při kontaktu s DHM i CHM se prezentace zadečku projevovala ve zvýšené míře.

V četnosti prezentace zadečku brouků rodu *Pella* při kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Prezentace zadečku byla pozorována při kontaktu se všemi skupinami ve vysoké míře.

Prezentace tykadel

Při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců existoval u *C. testaceus* signifikantní rozdíl v četnosti prezentace tykadel. Nejčastěji se toto chování projevvalo při kontaktu s DHM, nejméně pak u CDM. Statisticky významný rozdíl v četnosti chování při kontaktu s CHM a DHM nebyl prokázán.

Prezentace tykadel brouků rodu *Pella* nebyla u žádné z pozorovaných skupin mravenců pozorována.

Čištění brouka

V četnosti čištění *C. testaceus* po kontaktu s danými skupinami mravenců neexistoval statisticky významný rozdíl. Skrčení brouka bylo pozorováno po kontaktu se všemi skupinami ve stejně vysoké míře.

Čištění brouků rodu *Pella* nebylo při kontaktu se žádnou skupinou mravenců pozorováno.

Tabulka č. 12: Chování *Claviger testaceus* při kontaktu s danými skupinami mravenci

Typ chování	ANOVA	Typ A	Typ B	Signifikance G-H	Rozdíl v průměrech	Průměr A	Průměr B	Signifikantní rozdíly	N
Vyhnutí brouka	0,356	DHM	CHM	-	-	0,03	0,00	ne	111
	0,356	CHM	CDM	-	-	0,00	0,00	ne	111
	0,356	CDM	DHM	-	-	0,00	0,03	ne	111
Skrčení	0,033	DHM	CHM	1,000	0,00	0,00	0,00	ne	111
	0,033	CHM	CDM	0,149	9,90	0,00	9,89	ne	111
	0,033	CDM	DHM	0,149	9,90	9,89	0,00	ne	111
Uvolnění tergální žlázy	1,000	DHM	CHM	-	-	0,00	0,00	ne	111
	1,000	CHM	CDM	-	-	0,00	0,00	ne	111
	1,000	CDM	DHM	-	-	0,00	0,00	ne	109
Útěk brouka	0,386	DHM	CHM	-	-	0,00	0,00	ne	111
	0,386	CHM	CDM	-	-	0,00	0,13	ne	111
	0,386	CDM	DHM	-	-	0,13	0,00	ne	111
Thanatóza	0,038	DHM	CHM	0,582	0,92	0,92	0,00	ne	111
	0,038	CHM	CDM	0,159	149,71	0,00	149,71	ne	111
	0,038	CDM	DHM	0,162	148,79	149,71	0,92	ano	111
Prezentace zadečku	0,006	DHM	CHM	0,988	17,40	434,86	417,46	ne	111
	0,006	CHM	CDM	0,009	263,17	417,46	154,29	ano	111
	0,006	CDM	DHM	0,007	280,57	154,29	434,86	ano	111
Prezentace tykadel	0,007	DHM	CHM	0,338	28,35	50,59	22,24	ne	111
	0,007	CHM	CDM	0,041	22,24	22,24	0,00	ano	111
	0,007	CDM	DHM	0,021	50,59	0,00	50,59	ano	111
Čištění brouka	0,289	DHM	CHM	-	-	81,67	61,46	ne	109
	0,289	CHM	CDM	-	-	61,46	38,29	ne	109
	0,289	CDM	DHM	-	-	38,29	81,67	ne	111

Tabulka č. 13: Chování brouků *Pella* spp. při kontaktu s danými skupinami mravenci

Typ chování	ANOVA	Typ A	Typ B	Signifikance G-H	Rozdíl v průměrech	Průměr A	Průměr B	Signifikantní rozdíly	N
Vyhnutí brouka	0,185	DHM	CHM	-	-	4,14	5,78	ne	95
	0,185	CHM	CDM	-	-	5,78	5,97	ne	95
	0,185	CDM	DHM	-	-	5,97	4,14	ne	95
Skrčení	0,108	DHM	CHM	-	-	259,00	170,67	ne	95
	0,108	CHM	CDM	-	-	170,67	327,39	ne	95
	0,108	CDM	DHM	-	-	327,39	259,00	ne	95
Uvolnění tergální žlázy	0,630	DHM	CHM	-	-	0,54	0,86	ne	95
	0,630	CHM	CDM	-	-	0,86	0,23	ne	95
	0,630	CDM	DHM	-	-	0,23	0,54	ne	95
Útěk brouka	0,000	DHM	CHM	0,014	26,04	24,57	50,61	ano	94
	0,000	CHM	CDM	0,008	53,12	50,61	103,73	ano	94
	0,000	CDM	DHM	0,000	79,16	103,73	24,57	ano	94
Thanatóza	0,147	DHM	CHM	-	-	32,21	112,64	ne	95
	0,147	CHM	CDM	-	-	112,64	8,74	ne	95
	0,147	CDM	DHM	-	-	8,74	32,21	ne	95
Prezentace zadečku	0,256	DHM	CHM	-	-	568,57	549,86	ne	95
	0,256	CHM	CDM	-	-	549,86	715,68	ne	95
	0,256	CDM	DHM	-	-	715,68	568,57	ne	95
Prezentace tykadel	1,000	DHM	CHM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CHM	CDM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CDM	DHM	-	-	0,00	0,00	ne	95
Čištění brouka	1,000	DHM	CHM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CHM	CDM	-	-	0,00	0,00	ne	95
	1,000	CDM	DHM	-	-	0,00	0,00	ne	95

4.2 Analýza míry agresivity mravenců

Agresivita vůči *Claviger testaceus*

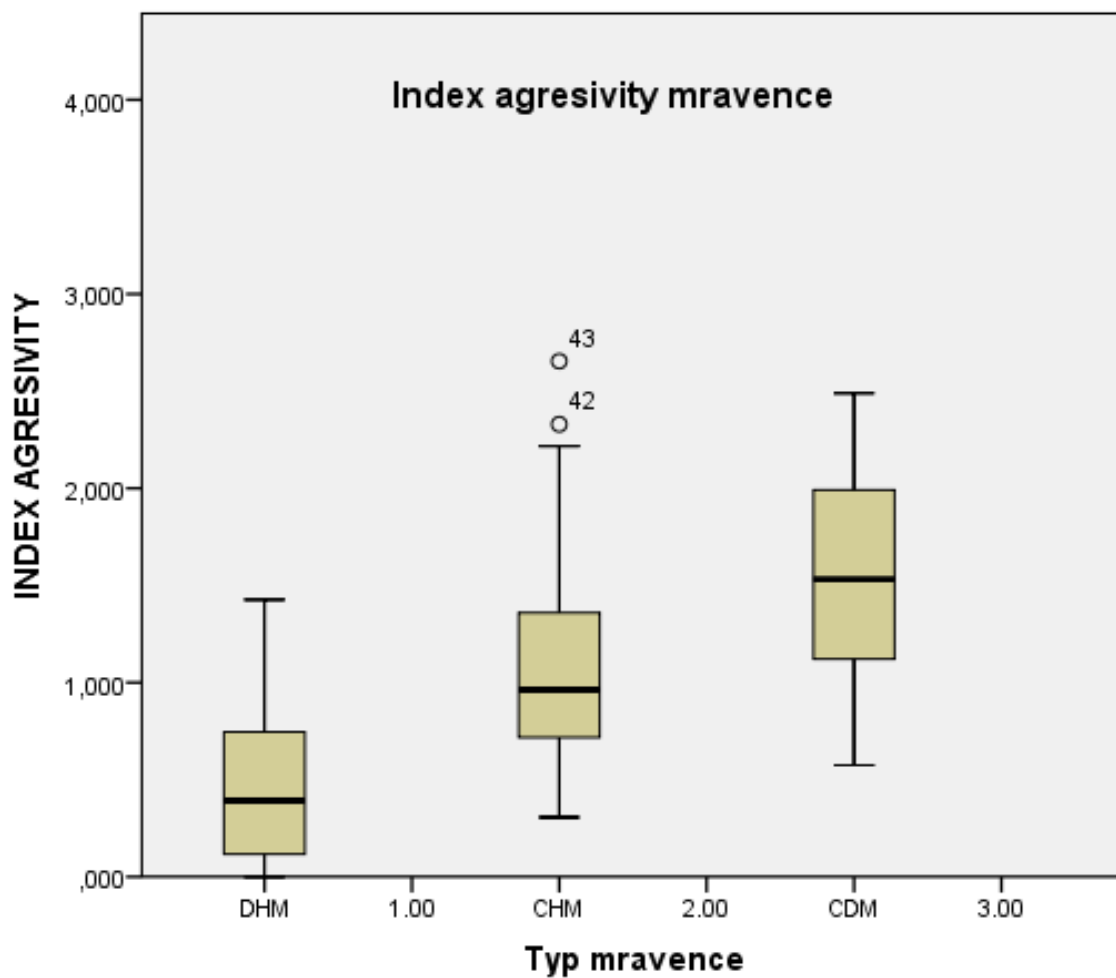
Pro analýzu míry agresivity mravenců vůči *Claviger testaceus* bylo provedeno celkem 110 pokusů, z toho 36 pokusů s domácími mravenci (*Lasius flavus*), 37 s hostitelskými mravenci z cizí kolonie (*L. flavus*) a 37 s cizím druhem mravence (*Lasius fuliginosus*). Kruskal-Wallisův test prokázal, že existuje signifikantní rozdíl mezi mediány indexu agresivity v jednotlivých skupinách mravenců ($p=0,000$; tabulka č. 14). Následné Mann-Whitneyho testy prokázaly existenci rozdílů mezi všemi testovanými skupinami. Výsledky statistické analýzy potvrdily předpokládaná očekávání. Nejvíce agresivní byl vůči *C. testaceus* cizí druh mravence, méně, ale stále výrazně agresivní byli hostitelští mravenci z cizí kolonie a nejméně mravenci z kolonie domácí (viz tabulka č. 15).

Tabulka č. 14: Analýza míry agresivity mravenců vůči *Claviger testaceus*; Kruskal-Wallis test

INDEX AGRESIVITY		
TYP	N	Mean Rank
DHM	36	27,44
CHM	37	58,19
CDM	37	80,11
Celkem	110	
p	0	

Tabulka č. 15: Analýza míry agresivity mravenců vůči *Claviger testaceus*; Man-Whitney test

INDEX AGRESIVITY						
TYP A	TYP B	p	Mean Rank A	Mean Rank B	N Celkem	Signifikance
DHM	CHM	0	25,22	48,46	73	ano
DHM	CDM	0	20,72	52,84	73	ano
CHM	CDM	0	28,73	46,27	74	ano



Obr. č. 5: Graf porovnání agresivity jednotlivých kategorií mravenců vůči *C. testaceus*

Agresivita vůči broukům *Pella* spp.

Pro analýzu míry agresivity mravenců vůči *Pella funesta* a *P. humeralis* bylo provedeno celkem 95 pokusů, z toho 28 pokusů s domácími mravenci (*Lasius fuliginosus*), 36 s hostitelskými mravenci z cizí kolonie (*L. fuliginosus*) a 31 s cizím druhem mravence (*Lasius flavus*). Kruskal-Wallisův test ukázal, že neexistuje signifikantní rozdíl v mediánech jednotlivých kategoriích mravenců ($p=0,127$; tabulka č. 16). Medián indexů agresivity domácích mravenců byl menší, než zbylých dvou skupin, tento výsledek však nebyl statisticky prokazatelný.

Tabulka č. 16: Analýza míry agresivity mravenců vůči *Pella* spp.; Kruskal-Wallis test

INDEX AGRESIVITY		
TYP	N	Mean Rank
DHM	28	39,25
CHM	36	52,78
CDM	31	50,35
Celkem	95	
p	0,127	

5 Diskuze

Cílem práce bylo zjistit, jak se liší chování dvou vybraných druhů myrmekofilů a agresivita mravenců vůči nim. *Claviger testaceus* je integrovaný druh obligátního myrmekofila, *Pella* spp. spíše neintegrování či slabě integrování brouci dvou druhů. Zatímco *C. testaceus* je snadno rozpoznatelný druh, rod *Pella* je v ČR zastoupen 8 druhy, které lze zhusta odlišit jen pitvou pohlavních orgánů, což ztížilo mojí práci se studovaným materiálem. Na druhou stranu jsem během stovek hodin strávených hodnocením videí vyzorovala, že oba druhy rodu *Pella*, zastoupené v mém materiálu se neliší a mohu je s klidným svědomím sloučit do jediné kategorie pro statistické vyhodnocení výsledků experimentů. Základním předpokladem bylo, že se významně liší adaptace integrovaných a neintegrováných brouků a že je těmito adaptacemi ovlivněno také chování interagujících mravenců.

Diskuze se v zásadě opírá o tři studované body: jak se liší zastoupení analyzovaného chování mezi vybranými druhy brouků a mravenců při vzájemném kontaktu ve všech kombinacích 2 hostitelských druhů mravenců a 2 druhů sociálních parazitů, zda existují rozdíly v interakcích s jednotlivými skupinami mravenců a zda se liší agresivita jednotlivých skupin mravenců vůči vybraným broukům.

Studium myrmekofilie je zaměřeno převážně na myrmekofilní brouky, jelikož se jedná o řád s největším počtem myrmekofilů a brouci vykazují dobře rozlišitelné zajímavé adaptace pro tento způsob života (Maruyama & Parker 2017, Parker 2016, Hölldobler & Wilson 1990). Brouci jsou přizpůsobení na časté střety s mravenci, pro pobyt v mravenčí kolonii a v odvozenějších případech dokáží s hostitelem manipulovat ve svůj prospěch. Neintegrování brouci, dle Wasmanna nazývaní synechtři, se pohybují na periferii mravenčích kolonií, kde se živí predací dělnic, nebo odpadem, který mravenci produkují (Kistner 1982). Vůči neintegrovaným broukům je hostitel zpravidla silně agresivní a snaží se je zneškodnit, nebo vyhnat pryč z dosahu kolonie. Mezi mravenci a synechry dochází často k agresivním střetům, brouci proto mají především obranné mechanismy, jak se před těmito útoky ochránit (Parker 2016, Lenoir a kol. 2013, Kistner 1982). Integrovanější druhy, symfilové *sensu* Wasmann, mají přístup do mravenčích hnízd, kde se mohou pohybovat bez nebezpečí útoku ze strany hostitele (Kistner 1982). Mají zde přístup k mravenčím vajíčkům a larvám, které si mravenci bedlivě střeží a kterými se tyto myrmekofilové často živí (Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler 1967). Symfilní brouci jsou na vztahu s hostitelem plně závislí, pohybují se hlavně uvnitř kolonií, a jelikož vůči nim mravenci nejsou agresivní, dochází u nich k redukci obranných mechanismů (Akre & Hill 1973). Namísto nich se rozvíjí techniky manipulace s hostitelem, které vedou k tomu, že mravenci brouky nejen v hníždě trpí, ale také je krmí, čistí, přenáší a pečují o ně jako o vlastní potomstvo. Na oplátku jim brouci poskytují sekrety vylučované speciálními žlázami,

kteře ovšem nemají pro mravence žádnou nutritivní hodnotu a fungují spíše jako omamné a návykové drogy (Maurizi a kol. 2012).

Pella spp. jsou asociováni s *L. fuliginosus* (Formicidae: Formicinae) a jsou považováni za neintegrované myrmekofily nebo synechtry. Životní cyklus *Pella* spp. probíhá povětšinou vně hnízda hostitele, nebo na jeho periferii, kde se mravenci nevyskytují v takové hustotě jako uvnitř hnízda a není zde tak velké nebezpečí agresivních střetů (Hölldobler 1981). Z hlediska potravní ekologie jsou brouci *Pella* spp. predátoři nebo mrchožrouti mravenců a jejich ulovené kořisti (Maruyama 2006, Hölldobler 1981). Způsob života *C. testaceus* je úplně jiný a je typický pro obligátní integrované myrmekofily. *C. testaceus* žije uvnitř hnízd *L. flavus*, kde má přístup do všech prostor včetně komůrek s larvami a vajíčky (Borowiec a kol. 2010, Cammaerts 1999b). Na těch se příležitostně přizívuje, hlavní potravou je však regurgitovaná strava od hostitelských dělnic, kterou si vynucuje pomocí vylučování speciálních allomonů. Je tedy převážně kleptoparazitem a příležitostným predátorem (Cammaerts 1996, 1995).

Myrmekofilní adaptace mohou být morfologické, behaviorální i chemické a významně se liší v závislosti na integraci daných druhů brouků, což se odráží také na chování hostitelských mravenců. Čím je vztah mezi mravenci a myrmekofily odvozenější, tím zajímavější a složitější přizpůsobení lze pozorovat.

Morfologické adaptace slouží v případě neintegrovaných brouků k ochraně těla před útoky mravenců. Dochází u nich k zesílení kutikuly, která je hladká a znemožňuje uchopení brouka mravenci, a dále ke zkrácení tělesných přívěšků, které brouci v případě nouze přitahují k tělu (Parker 2016, Alpert & Richter 1975). U integrovaných myrmekofilů lze pozorovat redukce tělních článků i křídel, což vede k menší pohyblivosti, a naopak zduření segmentů, ze kterých brouci vylučují látky manipulující s mravenci, na kterých jsou plně závislí (Maurizi a kol. 2012, Kistner 1982). Tělní plán *Pella* spp. je stejný jako u většiny volně žijících Aleocharinae a není na něm patrné přizpůsobení pro myrmekofilní způsob života. Tělo je dobře pohyblivé, zadeček volný, ohebný a pod krovkami jsou ukryta funkční křídla (Maruyama 2006). Tělo *C. testaceus* je na rozdíl od *Pella* spp. silně modifikované a najdeme na něm řadu redukcí typických pro integrované druhy brouků. Počet tykadlových článků je zmenšen, oči jsou úplně redukované a články zadečku postupně splývají v jedinou destičku (Borowiec a kol. 2010, Kistner 1982). Zároveň je tělo pokryto trsy trichomů, což jsou struktury, se kterými se u synechtrů, jako je rod *Pella*, nesetkáme. Ty obklopují vývody epidermálních žláz, které pokrývají celé tělo *C. testaceus* (viz kapitola 2.1.5 Studované druhy; Cammaerts 1974). Brouci *C. testaceus* se v hnízdech hostitele maskují za kořisti mravenců a jako s takovou je s nimi také nakládáno. Mravenci je přenášejí po hnízdě, kde je odkládají v příslušných komůrkách jako potravu pro larvy, nebo jako

přebytečný odpad. Dělnice brouky přenáší v kusadlech, tělo *C. testaceus* je však kryto silnou kutikulou, která při transportu minimalizuje poškození (Borowiec a kol. 2010, Cammaerts 1999a, 1999b).

U chemických adaptací lze mezi neintegrovanými a integrovanými brouky pozorovat výrazný trend ve změně používaných látek. Synechtrii nemají s hostitelem vyvinutý pravý vztah a jelikož jsou jejich interakce povětšinou agresivní, vylučované látky slouží k odpuzení nebo poškození hostitele (Stoeffler a kol. 2011, Maruyama 2006, Hölldobler & Wilson 1990). Vylučování chemických látek je pro myrmekofily značně nákladné, levnějším způsobem, jak minimalizovat agresivní interakce, vniknout do hnízda či manipulovat s hostitelem je modifikace samotného chování (Parker 2016, Stoeffler a kol. 2011). Integrovanější druhy upouštějí od repelentních látek a jejich sekrety mravence spíše zklidňují. Obligátní integrovaní myrmekofilové jsou na hostiteli plně závislí a jeho odpuzení tedy není v jejich zájmu (Stoeffler a kol. 2011, Hölldobler & Wilson 1990, Hölldobler 1981). Mravence proto neodpuzují, ale naopak přivolávají vylučovanými atraktanty. Odvozenější myrmekofilové produkují z exokrinních žláz allomony, které mravenci olizují a následně brouky krmí, čistí, nebo odnášejí do hnízda (Cammaerts 1999b, Hölldobler 1967). V rámci chemických adaptací jsou již u *Pella* spp. patrné určité myrmekofilní modifikace. Stejně jako zbytek Aleocharinae mají *Pella* spp. dobře vyvinuté obranné tergální žlázy, vylučované látky se však od zbytku skupiny liší (Steidle & Dettner 1993). V sekretech jsou obsaženy druhově specifické poplašné feromony *L. fuliginosus*, které brouci vypouští při agresivních střetech s mravenci a které dokážou mravence účinně odpudit (Stoeffler a kol. 2011, 2007). *C. testaceus* také při kontaktu s hostitelem vylučuje specifické látky, nejedná se však o repelenty, ale látky napomáhající jeho vztahu s mravenci. Z hlediska sekrece je nejlépe prozkoumána činnost Wasmanovských žláz produkujících allomony, které napodobují látky uvolňované z mrtvé kořisti mravenců (Cammaerts 1974). V silné koncentraci tyto látky vyvolávají u dělnic *L. flavus* regurgitaci, kterou se *C. testaceus* živí (Cammaerts 1996, 1995).

Behaviorální adaptace se stejně jako ostatní liší dle stupně integrace myrmekofilů a plně souvisí s chováním interagujících mravenců. Behaviorální adaptace zároveň závisí na morfologických přizpůsobeních, bez kterých by některé chování nemělo kýžený efekt (Hölldobler & Wilson 1990). Chování v rámci interakcí s mravenci se z hlediska brouků dají rozdělit na několik kategorií: neutrální, obranné a pozitivní.

Neutrální chování nemá na mravence ani brouky negativní či pozitivní vliv. Jedná se například o čištění brouků, prováděné po kontaktu s hostitelem. Pozitivním chováním má při kontaktu s mravenci pro brouky kladný přínos. Do této kategorie můžeme zahrnout krmení brouků a dále chování, při

kterém brouci nabízejí vývody žláz sekretujících látky, které manipulují s hostitelem v broukův prospěch. Pozitivní chování je typické pro integrované myrmekofily, kteří z kontaktu s hostitelem dokážou profitovat. K obrannému chování dochází v případě agresivních interakcí s mravenci. Behaviorální obranou může být jednoduchý útěk nebo vyhýbání se hostiteli. Pokud se blíží hostitel, brouci prudce změni směr chůze, prchají a pokouší se vyhnout kontaktu s ním. Tímto prostým a nenáročným chováním snadno minimalizují počet nebezpečných střetů s mravenci (Lenoir a kol. 2012, Stoeffler 2011). *Cremastocheilus armatus* (Scarabeidae) uniká hostiteli tím, že se urychleně zahrabává do hnízdního materiálu (Alpert & Richter 1975). Brouci z čeledi Aleocharinae (Staphylinidae) před mravenci také prchají a zároveň zvyšují úspěšnost útěku vyloučením repelentních látek, kterými hostitele odpudí a znemožní mu tak pronásledování (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Hölldobler 1981).

Stejně jako chování brouků můžeme podobně rozdělit také chování mravenců vůči broukům na neutrální, pozitivní a negativní. Neutrální chování nemá na brouky žádný viditelný vliv a řadíme mezi něj příkladně antenaci mravenců na tělo brouka, nebo následné čištění mravenců po kontaktu s brouky. Pozitivní chování má na brouky kladný vliv a je typické při kontaktu s integrovanými brouky, kteří s mravenci manipulují a z následného chování benefitují. Pozitivním chováním je pro brouky olizování jejich prezentovaných žláz nebo orální trofalaxe, kterou si od mravenců vyžebrají. Do pozitivního chování můžeme zařadit také úspěšné odpuzení mravenců typické pro méně integrované druhy, které má však pro brouky jasně pozitivní hodnotu. Účinek samotného odpuzení se u mravenců projevuje útekem nebo vyhýbáním se kontaktu s brouky (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Hölldobler 1981). Do negativního chování mravenců je potom zařazeno veškeré agresivní chování vůči broukům, roztaženými hrozícími kusadly počínaje a útoky jedovou žlázou konče.

5.1 Zastoupení chování mezi *Claviger* a *Pella* spp.

Mezi *C. testaceus* a *Pella* spp. existují nápadné rozdíly v chování při interakci s mravenci. Zatímco některá chování se lišila pouze četností výskytu, jiná se u jednoho druhu vyskytují a u druhého se s nimi neseškáváme. Z našich dat jasně vyplývá, že *C. testaceus* a *Pella* spp. mají odlišné strategie při kontaktu s leckdy agresivními mravenci. Obranné chování je typické spíše pro méně integrované brouky, tedy pro *Pella* spp., zatímco pozitivní chování najdeme více u *C. testaceus* jakožto zástupce integrovaných myrmekofilů. Pokud se podíváme na jednotlivé kategorie chování, najdeme mezi těmito brouky výrazné rozdíly. V návaznosti na chování brouků jsou patrné rozdíly také v chování jednotlivých skupin mravenců.

5.1.1 Neutrální chování

Jediným neutrálním chováním, které jsem pozorovala, bylo čištění brouků. U *C. testaceus* bylo pozorováno běžně, zatímco *Pella* spp. nebylo pozorováno vůbec. *C. testaceus* se čistil hlavně tak, že si rychlými pohyby nohou otíral tykadla a zbytek těla. Je možné, že šlo o čištění kutikuly po kontaktu s mravenci, kteří na brouky útočili jedovou žlázou. Čištění bylo zastoupeno stejnou měrou po kontaktu se všemi skupinami mravenců, tedy i s domácími mravenci, kteří na brouky útočili jedovou žlázou minimálně. Vzhledem k tomu, že bylo čištění pozorováno i v případě pokusů, kdy mravenci na brouky neútočili, je možné, že nešlo o čištění jako takové, ale o roztírání KU, které brouci získali kontaktem s hostitelem. Mravenci si podobným způsobem roztírají po těle KU z postfaryngeální žlázy (Soroker a kol. 1995, 1994), není tedy vyloučeno, že se podobným způsobem impregnuje také *C. testaceus*.

5.1.2 Obranné chování

K obrannému chování dochází zpravidla při agresivních střetech s mravenci. Toto chování je častější u neintegrovaných druhů, které jsou zvyklé na agresivitu ze strany hostitele. Většinu těchto obranných chování najdeme i u volně žijících příbuzných daných myrmekofilních druhů, samotní myrmekofilové je však při kontaktu s mravenci používají značně efektivněji a jsou v nich úspěšnější, než jejich nemymekofilní příbuzní (Stoeffler a kol. 2011, Brand a kol. 1973). Stejně tak se s určitou mírou agrese setkávají druhy, které se musí do hnízda nejprve integrovat a před samotnou integrací jsou tak vystaveny útokům hostitele. Kromě zmíněných morfologických a chemických adaptací jim v takovém případě pomáhají některé behaviorální strategie, které zmírní riziko fatálních útoků (Lenoir a kol. 2013). Integrované druhy se již spoléhají na ochranu hostitele a u extrémně integrovaných druhů jsou obranné mechanismy spíše redukovány (Parker 2016).

Brouci rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae) se aktivně vyhýbají kontaktu s hostitelem a v případě útoku mravenců prchají do bezpečí (Stoeffler a kol. 2007, Maruyama 2006, Hölldobler 1981). Minimalizováním kontaktu s agresivními mravenci se tak chrání před případnými útoky. Útěková reakce je jedním z nejzákladnějších způsobů obrany myrmekofilů proti agresivnímu hostiteli, nebo predátorům (Lenoir a kol. 2013) a je typická spíše pro myrmekofily, zvyklé na vysokou míru agrese, tedy pro méně integrované myrmekofily, nebo pro myrmekofily často měnící hostitele. Mravenci jsou vůči nim zpravidla agresivní, útočí na ně a mají tendenci je pronásledovat (Stoeffler a kol. 2011, Komatsu a kol. 2009). *Pella* spp. se pohybují převážně mimo hnízdo hostitele, kde mohou snadno narazit nejen na mravence, ale i na jiné predátory. Útěk do bezpečí hnízda nebo okolního materiálu je v takovém případě nutnou obranou.

Při mém pozorování měli *Pella* spp. běžně tendenci vyhýbat se mravencům a při hrozbě kontaktu změnit směr pohybu. Brouci se tak snažili minimalizovat riziko agresivního střetu s mravencem, což souhlasí s dříve publikovanými studiemi o chování *Pella* spp. (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Hölldobler 1981). Zároveň byl útek jediným typem chování, které se u *Pella* spp. signifikantně lišilo v četnosti při kontaktu s jednotlivými skupinami mravenců. Nejvíce utíkali při CDM, méně u CDHM a nejméně při DHM.

Obranné chování *C. testaceus* se od *Pella* spp. významně liší a zároveň splňuje teze o integrovaných broucích. Borowiec a kol. (2010) zmiňuje, že při narušení hnízda *Lasius flavus* je *C. testaceus* urychleně ukryt do vnitřních prostor hnízda, přičemž jsou brouci ukrýváni rychleji než samotné larvy mravenců. (Cammaerts 1999b). Většina brouků je odnášena dělnicemi, někteří jsou schopni se sami foreticky přichytit na záda prchajícího hostitele (Borowiec a kol. 2010). Jak ukazuje naše studie, *Claviger testaceus* je pomalý brouk neschopný efektivně prchat před predátorem. Dospělci, kteří se běžně nepohybují mimo mraveniště tak zřejmě v případě nebezpečí spoléhají na transport s pomocí hostitele. To souhlasí s mou analýzou, ve které nebyla útková reakce u *C. testaceus* pozorována. Tito brouci se oproti *Pella* spp. pohybují velmi pomalu a nesnaží se kontaktu s mravenci vyhnout, což značí, že se v normálních podmínkách již zcela spoléhají na svého hostitele.

Další možnou obrannou reakcí je thanatóza, tedy předstírání smrti. Při thanatóze myrmekofil přitáhne tělesné přívěsky k tělu a viditelně ztuhne (Lenoir a kol. 2013, Alpert & Richter 1975). Agresivní mravenci o něj brzy ztrácí zájem, nebo se k němu chovají jako ke kořisti a odnáší ho do hnízda. Zde je odloží do zásobních komůrek jako kořist, nebo do odpadních komůrek jako nepotřebný materiál. Thanatičtí myrmekofilové mají díky kontaktu s mravenci šanci získat pasivně jejich kutikulární profil, nebo mají možnost se na ně foreticky přichytit a získat ho aktivním třením o hostitele (Puker a kol. 2015, Lenoir a kol. 2013, Akre & Hill 1968). Thanatóza byla již dříve pozorována u *C. testaceus* (Cammaerts 1999b) i u *Pella* spp. (Stoeffler a kol. 2011, Hölldobler 1981). V případě *C. testaceus* jde o běžné chování, kterým si pomáhá při předstírání mrtvé kořisti mravenců *L. flavus*, kteří ho jako mrtvolku přenášejí po hnízdě. U *Pella* spp. jde pouze o obrannou reakci, která vede k tomu, že o ně mravenci ztrácí zájem. Na rozdíl od útěku byla v mé studii u *C. testaceus* pozorovanou obrannou reakcí právě thanatóza. Ta se projevovala často během CDM, ovšem téměř vůbec při útoku hostitelských mravenců. Thanatóza byla pozorována také u *Pella* spp., což souhlasí s analýzou chování vybraných druhů rodu *Pella*, kterou provedl Stoeffler a kol. (2011). Výsledky rozdílů četností thanatózy mezi *C. testaceus* a *Pella* spp. nebyly v naší studii signifikantní, což ukazuje, že toto chování je používáno u obou druhů brouků, jak již ukázaly předchozí studie daných brouků.

Stejně jako v případě thanatózy je i skrčení statickou reakcí, při které se brouci brání mravencům ustrnutím na místě. V této strategii pomáhají broukům morfologické adaptace, které mravencům znemožňují uchopení brouka, ani jeho poškození (Sloggett a kol. 1998, Hölldobler & Wilson 1990). Zároveň může být toto chování spojeno s dalšími obrannými reakcemi jako je např. intenzivní prezentace obraných nebo jiných žláz. Myrmekofilní Aleocharinae se při kontaktu s mravenci přikrčí k podkladu a těsněji přitisknou abdomen nad tělo (Steidle & Dettner 1993). To napomáhá uvolnění sekretů z tergálních žláz. U *Pella* spp. je skrčení běžně doprovázeno prezentací defensivních žláz na abdomenu, který je vystrkován směrem k agresivním mravencům. Toto chování je v literatuře nazýváno agresivní prezentací (Stoeffler a kol. 2011) a je typickou obrannou reakcí *Pella* spp. V případě velké agresivity a stupňujících se útoků mravenců, uvolňují *Pella* spp. z tergálních žláz sekrety v podobě nažloutlé kapičky, která mravence okamžitě a spolehlivě odpudí (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Hölldobler 1981). *C. testaceus* nemá abdomen uzpůsobený k ohnutí nad tělo a proto přikrčení nepomáhá uvolňování obranných sekretů. *C. testaceus* má tuhou kutikulu, která ho při procesu integrace chrání před případnými útoky hostitele, občasné skrčení tedy slouží spíše k pasivní ochraně těla (Borowiec a kol. 2010, Cammaerts 1999a, Kistner 1982).

Co se týče vlastního pozorování, byly útoky mravenců na *Pella* spp. časté, a tito brouci v takovém případě běžně ohýbali abdomen a vystrkovali ho směrem k mravencům. Uvolnění sekrece tergální žlázy však bylo při našich pokusech pozorováno jen vzácně. To souhlasí s pozorováním Hölldoblera (1981) i Stoefflera (2011), kteří tvrdí, že obranná sekrece je pro *Pella* spp. nákladná a brouci proto jako první možnost volí spíše útěk. U *C. testaceus* nebyla sekrece o podobných repelentních látek pozorována. Skrčení bylo u *C. testaceus* pozorováno, ale jen během CDM, kdy byli mravenci vůči broukům silně agresivní. Stejně jako *C. testaceus* se při útoku hostitele skrčením (tzv. *duck down*) chrání například myrmekofilní slunéčka, jejichž sklerotizované krovky zabrání většině fatálních útoků (Sloggett a kol. 1998). V případě experimentů s *C. testaceus* byla prezentace abdomenu také zaznamenána, ale výrazně méně než u *Pella* spp. *C. testaceus* při kontaktu s mravenci vystrkoval zadeček směrem k nim, toto chování bylo ale častěji pozorováno vůči hostitelským mravencům, než u cizích. Stejně jako *Pella* spp. má *C. testaceus* na abdomenu vývody četných žláz (Cammaerts 1974) a prezentací zadečku se zřejmě snaží urychlit jejich působení na hostitele. V tomto případě jde však spíše o pozitivní chování, přičemž se brouci snaží prezentovat uvolňované allomony a manipulovat tak s hostitelem.

5.1.3 Pozitivní chování

Chování, které má při kontaktu s mravenci pozitivní vliv na brouky je možno nazývat pozitivním. Na rozdíl od obranného chování je typické spíše pro integrované druhy myrmekofilů, kteří dokáží

manipulovat s hostitelem ve svůj prospěch (Hölldobler & Wilson 1990). U *Pella* spp. je podobné chování známo u druhu *Pella laticollis*, který svou sekrecí dokáže hostitele zklidňovat, na základě čehož má přístup do vnitřních prostor hnízda hostitele, čímž se liší od zbytku evropských zástupců, kteří hostitele pouze odpuzují a dovnitř hnízd mají jen omezený přístup (Stoeffler a kol. 2011). V mé studii byly pozorovány pouze druhy *P. funesta* a *P. humeralis*, u kterých podobný vliv na hostitele není znám. Pozitivní chování je úzce spojeno s chemickými adaptacemi, výše je zmíněna prezentace žláz na zadečku, kterými se *C. testaceus* snaží manipulovat s hostitelem (Cammaerts 1996, 1995). Vývody žláz nejsou u *C. testaceus* pouze na zadečku, ale jsou soustředěny také na zduřelých tykadlech, která hostiteli nabízí a ten je následně olizuje (Cammaerts 1974). V našem pozorování byla při kontaktu s mravenci zaznamenána prezentace vývodů žláz na tykadlech. Toto chování nebylo nikdy pozorováno u *Pella* spp., jejichž tykadla podobné žlázy nemají. *C. testaceus* nabízel sekrety tykadel pouze hostitelským mravencům, kteří je olizovali. CDM byli vůči broukům agresivní, brouci tedy zřejmě nenabízeli mravencům tykadla, pokud hrozilo jejich poškození.

5.2 Zastoupení chování mravenců při interakci s *Claviger* a *Pella* spp.

Stejně jako byly rozdíly v četnosti chování mezi *C. testaceus* a *Pella* spp., lišily se při kontaktu s těmito brouky také reakce pozorovaných mravenců. Obecně lze říct, že s *Pella* spp. byly častější agresivní interakce, zatímco s *C. testaceus* spíše neutrální nebo pozitivní, tedy takové, jaké jsou typické při integraci nebo interakcích s integrovanými brouky. Je ovšem třeba podotknout, že i přes výraznou agresivitu mravenců při samotných pokusech nedošlo ani jednou k zabití brouka. Jak vyplývá z pokusů s volně žijícím druhem *Drussila canaliculata* (Staphylinidae: Aleocharinae) v porovnání s *Pella* spp., jsou mravenci vůči volně žijícím broukům agresivnější a kontakt s nimi končí pro brouky často fatálně. Ač slabě integrovaní, jsou brouci *Pella* spp. lépe přizpůsobeni kontaktu s mravenci, než příbuzné volně žijící druhy brouků (Stoeffler a kol. 2011).

5.2.1 Neutrální chování

Neutrální chování nemá pro brouky žádný významný vliv. Většinou jde o udržovací aktivity mravenců, nebo o chování, při kterém mravenci nejsou ani agresivní, ani pozitivně neodpovídají na chování brouků. Mezi takové chování patřila jednoznačně antenace, kterou mravenci při každé interakci osahávali brouky (Hölldobler & Wilson 1990). V četnosti zastoupení tohoto chování nebyl mezi brouky rozdíl, mravenci antenaci používali s oběma druhy zcela běžně. Jiným případem bylo čištění mravenců. Čištění je běžným chováním, kterým si mravenci udržují kutikulu a zároveň si pomocí něj po těle distribuují kutikulární uhlovodíky (Soroker 1994, Hölldobler & Wilson 1990). Pozorované čištění bylo výrazně častější po kontaktu s *C. testaceus*, než s *Pella* spp. Vzhledem k tomu, že po kontaktu s *C. testaceus* docházelo často k ustrnutí mravenců, které je dle pozorování

Hölldoblera (1981) způsobeno kontaminací tykadel, je možné, že se mravenci čistili právě z důvodu znečištění kutikuly látkami vylučovanými ze žláz *C. testaceus*.

5.2.2 Agresivní chování

Pokud se zaměříme čistě na agresivní reakce, tak bylo u mravenců pozorováno hned několik výrazně agresivních chování. Běžnou reakcí mravenců je roztahování kusadel v případě, že ve své blízkosti objeví jedince, kteří neodpovídají jeho kutikulárnímu profilu. V takovém případě je mravenec značně zainteresován a snaží se intenzivní antenací zjistit totožnost vetřelce (Blomquist & Bagnères 2010, Zweden & D’Ettorre 2010). Pokud rekogniční faktory vetřelce neodpovídají kolonii, agresivita mravence se výrazně stupňuje. První agresivní odpovědí je zpravidla kousání do zranitelných částí daného jedince. Kousání je spojené se snahou odtáhnout vetřelce pryč z hnízda. Při stupňujících se agresivních projevech mravenci používají k útoku jedovou žlázu na zadečku, který ohýbají pod tělo a vystřikují na nepřítele obranné látky. Toto chování je typické pro mravence z podčeledi Formicinae, kam patřily oba vybrané druhy mravenců, kteří na rozdíl od Myrmicinae nemají žihadlo, ale pouze jedovou žlázu (Hölldobler & Wilson 1990). Při ohnutí zadečku mravenci vystřikují na nepřítele proud kyseliny mravenčí, která je silným iritantem (Hölldobler & Wilson 1990, Lövfquist 1976). V případě, že tento nepřítel mravencům uteče, snaží se ho pronásledovat po hnízdě.

V rozdílech četnosti roztažených kusadel v přítomnosti brouků nebyl v našich experimentech mezi *Pella* spp. a *C. testaceus* významný rozdíl, mravenci při kontaktu s nimi roztahovali kusadla stejně často. Při samotném kousání však již bylo patrné, že mravenci kousají *Pella* spp. výrazně častěji než *C. testaceus*, což značí, že určité procento *C. testaceus* prošlo mravenčí kontrolou a mravenci již vůči nim nebyli agresivní. Kousání v některých případech přecházelo v táhnutí či přenášení brouků po Petriho misce. V takových případech byli brouci většinou thanatičtí a mravenci o ně zpravidla rychle ztráceli zájem. Ještě agresivnější reakcí bylo pronásledování brouků, které bylo po kontaktu s *C. testaceus* téměř zanedbatelné, zatímco brouci *Pella* spp. byli pronásledováni pravidelně. Tento rozdíl však mohl být dán také tím, že *Pella* spp. před mravenci utíká, zatímco *C. testaceus* zůstává na místě i při agresivním útoku, což znamená, že ho mravenci nepotřebují pronásledovat. Na *Pella* spp. mravenci výrazně častěji útočili jedovou žlázou než na *C. testaceus*, ani u nich však nebyl počet těchto útoků zanedbatelný.

5.2.3 Pozitivní chování

Jak již bylo zmíněno výše, brouci odpovídali na agresivitu mravenců četnými obrannými mechanismy. Jejich účinky se značně podepisovaly na chování pozorovaných mravenců a lišily se v závislosti na pozorovaném druhu brouka. Pokud byl účinek těchto adaptací úspěšný, je následné

chování mravenců označeno jako pozitivní, tedy s pozitivním účinkem pro samotné brouky. Mezi tato chování jsme zařadili účinky obranného chování brouků stejně jako chování pozitivního.

Pella spp. vylučuje z defenzivních žláz na zadečku repelentní látky, na které mravenci reagují okamžitým útekem (Stoeffler a kol. 2011, 2007). Podobné látky nejsou u *C. testaceus* známy, což bylo patrné i na našich výsledcích. Kontakt s *Pella* spp. se na rozdíl od *C. testaceus* mravenci vyhýbali a po kontaktu s nimi také častěji utíkali, zřejmě v reakci na pozitivní efekt obranných žláz. Brouci tak dokázali efektivně odpudit agresivní mravence, aniž by sami přišli k úhoně.

Dalším pozitivním chováním bylo strnutí mravenců po kontaktu s jednotlivými druhy brouků. Hölldobler (1981) uvádí, že k podobnému chování dochází, pokud jsou mravenčí tykadla znečištěna sekrecí z tergálních žláz brouků rodu *Pella* spp. Tykadla jsou pro mravence hlavním smyslovým orgánem a mravenci jsou tak dočasně zbaveni schopnosti vnímat okolí, což vede k jejich ustrnutí a výrazné dezorientaci. U *C. testaceus* není toto chování v dostupné literatuře zmíněno, přesto však tyto brouci mají na těle dostatek žláz, jejichž sekrety by mohly tykadla kontaminovat. V našem pozorování docházelo ke strnutí převážně po kontaktu s *C. testaceus*, ale také při kontaktu s *Pella* spp. Strnutí mravenci zůstávali stát na místě, měli doširoka rozevřené čelisti a nehybná tykadla. Docházelo u nich jen ke slabým pohybům a reagovali pouze na přímé podněty, tedy pokud došlo ke kontaktu s jiným mravencem, nebo s broukem. Je možné, že *C. testaceus* vylučuje látky, kterými kontaminuje mravenčí kutikulu následkem čehož se mravenec musí zastavit a očistit si nefunkční tykadla. Tato sekrece může sloužit jako efektivní obrana, jelikož mravenci zcela přestávají na brouky útočit a po určitou dobu jsou neschopni pohybu. Stejný mechanismus obrany je dobře popsán např. v termití literatuře, kdy k zastavení útoku mravenců stačí termitům kontaminovat tykadla obrannou sekrecí nebo výkaly (Prestwich 1984, Deligne a kol. 1981).

Pozitivní efekt na obranné mechanismy brouků je specifický spíše pro neintegrované druhy, u kterých jsou tyto mechanismy častěji zastoupené. Pro integrované myrmekofily je typičtější manipulace s hostitelem ve vlastní prospěch. U našich studovaných druhů je takovým chováním olizování patřičných žláz, které *C. testaceus* prezentuje hostitelským mravencům. Při kontaktu s mravenci *C. testaceus* prokazatelně nabízí hostiteli sekrety vylučované z Wasmanovských žláz. Dělnice tyto sekrety olizují, přičemž olizování bylo v naší studii pozorováno častěji během DHM než CDHM. U CDM nebylo olizování brouků pozorováno nikdy. Látky vylučované z WŽ jsou allomony napodobující mrtvolné látky, které se uvolňují z mravenčí kořisti. *Lasius flavus* rozeznává tyto látky a reaguje na ně (Cammaerts 1995), zatímco na *L. fuliginosus* nemají účinek, což vysvětluje nezájem o nabízené sekrety.

5.3 Agresivita mravenců

Mravenci se mezi sebou rozeznávají podle specifických rekogničních faktorů, tj. kutikulárních uhlovodíků (Blomquist & Bagnères 2010, Akino & Yamaoka 2000, Singer 1998). Na základě těchto faktorů vytváří mravenci uzavřený sociální systém, jehož členové mají stejný kutikulární profil a kteří jsou vůči jakýmkoliv vetřelcům s odlišným profilem agresivní. Aby mohl cizinec bezpečně vstoupit mezi členy kolonie, musí nejprve dojít k jeho integraci.

Tato integrace do kolonie sociálního hmyzu je umožněna získáním rekogničních faktorů hostitele, čímž se parazité (v případě mravenců myrmekofilové) maskují jako členové kolonie samotné (Lenoir a kol. 2012, Akino 2002). Toto maskování je nejčastěji získáno intenzivním kontaktem s hostitelem, čímž se brouci naimpregnují patřičnými KU (Lenoir a kol. 2012). Mravenci nerozlišují jen svůj druh, ale také celkový pach domácí kolonie a vůči cizincům s odlišným kutikulárním profilem jsou silně agresivní. Tento fakt se odráží na míře agresivity, jakou mravenci vykazují při kontaktu s myrmekofily (Lenoir a kol. 1999). Vůči neintegrovaným myrmekofilům jsou mravenci nepřátelští a ve své blízkosti je nestrpí. Stejně to funguje u integrovaných druhů, u kterých má k samotné integraci teprve dojít. Mravenci jsou vůči těmto broukům zpočátku agresivní, přičemž se agresivita postupně zmírňuje podle toho, jak úspěšný je myrmekofil v získávání patřičného profilu. Při kontaktu s integrovanými brouky již mravenci nevykazují téměř žádnou agresivitu (Parker 2016, Lenoir a kol. 2013, 2012).

***Pella* spp.**

Testovanými druhy *Pella* spp. byla převážně *Pella funesta* a v několika případech také *Pella humeralis*. Chování a způsob života jsou u těchto brouků téměř identické, *P. humeralis* můžeme navíc najít též v hnízdech *Formica polycтена* (Formicidae: Formicinae). Japonské druhy *Pella* spp. stejně jako celá řada dalších myrmekofilů získávají hostitelské KU. Evropské druhy kutikulární profil s hostitelem nesdílejí, namísto toho vylučují jeho poplašné feromony (Stoeffler a kol. 2011). V našich výsledcích nebyl u brouků rodu *Pella* spp. signifikantní rozdíl v agresivitě mezi jednotlivými kategoriemi mravenců. To odpovídá předpokladu, že *Pella funesta* a *P. humeralis* nenapodobují KU hostitele. Feromony, které brouci ve svých tergálních žlázách napodobují, jsou druhově specifické, neliší se však mezi jednotlivými koloniemi. Agresivita mravenců je tedy vůči broukům u domácích mravenců i mravenců z cizí kolonie shodná. Vylučování feromonů má oproti získání KU hostitele svá pro i proti. Reakce na vyloučený feromon je rychlejší a silnější než je tomu u KU, zároveň je však produkce feromonů pro brouky nákladnější. Výhodou mimeze feromonů je jejich univerzálnost v komunikaci mezi mravenci. Brouci nemusí při změně kolonie získávat nový kutikulární profil, vylučované feromony fungují na celý hostitelský druh (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Peschke 1983).

Produkce repelentních a defenzivních látek je častější u neintegrovaných a slabě integrovaných brouků.

Ačkoliv jde o efektivní obranu, bylo u *P. funesta* i *P. humeralis* pozorováno vyloučení sekretu tergální žlázy spíše vzácně. Agresivní prezentace zadečku byla přitom velice častým chováním. To souhlasí s dříve pozorovaným chováním *Pella* spp. (Stoeffler a kol. 2011, 2007). Pokud to bylo možné, volili brouci při kontaktu s mravenci spíše útěk, nebo se jim snažili vyhnout. Stejně jako se nelišila agresivita mravenců, tak nebyl signifikantní rozdíl v četnostech chování brouků vůči jednotlivým skupinám mravenců.

Claviger testaceus

Donisthorpe (1927) ve své studii britských myrmekofilů uvádí, že reakce hostitelských mravenců z domácí kolonie a mravenců z kolonie cizí se vůči *Claviger testaceus* v zásadě neliší. To je v rozporu s našimi výsledky, kde je jasně patrné, že hostitelští mravenci z cizí kolonie jsou vůči *C. testaceus*, výrazně agresivnější, než mravenci domácí. Nejagresivnější pak byli příslušníci cizího druhu mravence. Cammaerts (1999a) tvrdí, že při introdukci brouků do nové kolonie jsou mravenci vůči *C. testaceus* agresivní stejně jako vůči jinému neintegrovanému hmyzu. Dělnice brouky koušou a útočí na ně ohýbáním zadečku, ze kterého vystřikují obranné látky. Po čase se tyto útoky zmírňují na stejnou úroveň, jako vůči běžné mravenčí kořisti. Brouci se dále mohou volně pohybovat po hnízdě *L. flavus*. Tyto zjištěné skutečnosti souhlasí s naším pozorováním a naznačují, že než se může brouk bezpečně pohybovat po hnízdě, musí nejprve dojít k jeho integraci. Pokud není integrován, jsou vůči němu mravenci agresivní (Maruyama a kol. 2009, Akino 2002). Pobyt v hnízdě a kontakt s hostitelem je pro řadu myrmekofilů způsobem, jak získat jeho rekogniční faktory. Po získání KU přestává být v běžném případě hostitel vůči myrmekofilům agresivní a chová se k nim jako ke svým soudruhům (Lenoir a kol. 2013, Akino 2002). V případě *C. testaceus* však bylo určité procento útoků pozorováno i při kontaktu s domácími mravenci. I během DHM mravenci brouky kousali a v několika případech na ně útočili jedovou žlázou. *C. testaceus* zneužívá potravního chování dělnic *L. flavus*, které regurgitují potravu na ulovenou kořist, a pomocí allomonů z WŽ se maskuje jako mrtvola. Stejně jako kořist jsou tak i brouci vystaveni občasnému kousání, které má běžně sloužit k naporcování potravy pro larvy. Na obranu před těmito útoky *C. testaceus* vykazuje defenzivní tvar těla (kompaktní tvar, zatažitelné končetiny, zesílená kutikula) a většinu útoků tak směřuje jen na odolné a postradatelné trsy trichomů (Borowiec a kol. 2010, Cammaerts 1999a). Předávání tekuté potravy mezi mravenci neslouží jen k rovnoměrné distribuci živin, ale také k udržování kutikulárního profilu kolonie (Zweden & D'Ettorre 2010, Soroker a kol. 1994). U druhů jako je *Cataglyphis niger* (Formicidae: Formicinae) se vydávané látky mísí s produkty postfaryngeální žlázy, odkud jsou orální

trofalaxí předávány mezi jednotlivými soudruhy (Soroker a kol. 1994). Cammaerts (1996) navrhl, že podobným způsobem by mohla být namíchána tekutina, kterou dělnice *L. flavus* regurgitují na potravu určenou pro larvy. *C. testaceus* by si tak vynucováním mravenčí regurgitace zajišťoval nejen potravu, ale také pravidelný přísun KU hostitele. Zůstává otázkou pro další studie, zda je *Claviger testaceus* integrován pouze pomocí sekretů, které hostitele oklamou a přesvědčí ho, že se jedná o mrtvou kořist, nebo stejně jako další myrmekofilové, sdílí s hostitelem jeho kutikulární profil, a pokud ano, jestli je profil získán pasivním kontaktem s mravenci, nebo aktivně pomocí allomonů vylučovaných z WŽ.

Z našich výsledků vyplývá, že agresivita hostitelských mravenců vůči *C. testaceus* je výrazně menší, než vůči *Pella* spp. *C. testaceus* je běžně v literatuře uváděn jako integrovaný druh myrmekofila (Hölldobler & Wilson 1990, Kistner 1982). Námi zjištěný profil agresivity byl shodný s myrmekofily, kteří jsou v hnízdech mravenců integrováni pomocí jejich KU. U *C. testaceus* nebyl kutikulární profil dosud zkoumán, naše výsledky však naznačují, že kromě sekretů z exokrinních žláz používají brouci také rekogniční faktory hostitele. Podporuje to také výše zmíněné intenzivní čištění brouků, které mohlo znamenat aplikaci získaných hostitelských KU na tělo. Vzorec agresivity *Pella* spp. Naopak odpovídá předpokladu, že *P. funesta* ani *P. humeralis* nezískávají KU hostitele.

Názory na integraci brouků rodu *Pella* se v literatuře liší. V rámci starého rozlišování myrmekofilů spadal rod *Pella* do kategorie synechtrů. V Kistnerově (1982) rozdělení na integrované a neintegrované druhy, je však jejich postavení nejasné. *Pella* spp. je obligátním predátorem a mrchožroutem svých hostitelských mravenců. Dále nemá žádná viditelná přizpůsobení tvaru těla a hostitel je vůči ní agresivní, jako je tomu u mnoha neintegrovaných nebo slabě integrovaných brouků (Maruyama 2006, Kistner 1982).

Zároveň však japonské druhy rodu *Pella* dokážou získat kutikulární profil hostitele a syntetizovat některé z jeho feromonů, což naznačuje, že se jedná o dobře přizpůsobené myrmekofily, kteří mají řadu adaptací pro soužití s hostitelem (Stoeffler a kol. 2011, 2007, Akino 2002, Hölldobler 1981). Zůstává tedy otázkou, do které z výše navržených kategorií rod *Pella* zařadit. Tradiční rozdělení v tomto případě nestačí, *Pella* spp. nespadá výhradně mezi synechtry. Zřejmě se tedy jedná o dobrý příklad myrmekofila, který je napůl cesty mezi neintegrovaným a integrovaným druhem. Dále je zjevné, že různé druhy rodu na této cestě dospěly k odlišným stupňům přizpůsobení k myrmekofilnímu způsobu života.

Získané výsledky celkově splnily moje předpoklady. V chování mravenců vůči jednotlivým druhům brouků byl signifikantní rozdíl, přičemž dle očekávání byli mravenci agresivnější vůči *Pella* spp. ve

srovnání s *C. testaceus*. Agresivita interakcí s *C. testaceus* odpovídala agresivitě, jakou vykazují mravenci při kontaktu s dříve studovanými druhy integrovaných myrmekofilů (Lenoir a kol. 2013, Maruyama a kol. 2009, Akino 2002). Výzkum *Pella* spp. potvrdil, že na základě pozorovaného chování tyto brouci nenapodobují rekogniční faktory jednotlivých kolonií, ale mají univerzálnější mechanismy, jak se vypořádat s agresivním hostitelem. Rozdíly byly patrné také v porovnání chování myrmekofilů při kontaktu s mravenci. *C. testaceus* je přizpůsoben interakcím s hostitelskými mravenci, kterým se snaží nabízet trichomy s vylučovanými látkami na abdomenu nebo vývody žláz na tykadlech.

6 Závěr

Cílem práce bylo komplexní porovnání strategií extrémně integrovaného myrmekofila druhu *Claviger testaceus* (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae) a brouků rodu *Pella* (Staphylinidae: Aleocharinae), kteří jsou klasicky řazeni jako synechtrové, ale podle novějších dat je jejich zařazení v rámci myrmekofilů nejasné. Za účelem analýzy a následného porovnání chování myrmekofilních brouků bylo provedeno dohromady 206 pokusů s dvěma druhy mravenců, z toho 111 pokusů s 25 jedinci *C. testaceus* a 95 pokusů s 47 jedinci *Pella* spp. Oba druhy brouků byly představeny třem typům mravenců, hostitelskému druhu z vlastní kolonie, hostitelskému druhu z cizí kolonie a cizímu druhu mravence. Naše výsledky potvrdily že:

- Existuje významný rozdíl v agresivitě vůči integrovaným myrmekofilům (které představovali *C. testaceus*) a neintegrovaným či slabě integrovaným myrmekofilům (představovanými *Pella* spp.). Agresivita mravenců je při kontaktu s *C. testaceus* největší u cizího druhu mravence, menší u hostitelského druhu mravence z cizího hnízda a nejmenší u hostitele z domácího hnízda. Tyto výsledky odpovídají některým dříve studovaným integrovaným druhům, které jsou integrovány na základě KU, a naznačují, že *C. testaceus* je stejně jako další myrmekofilové integrován pomocí získaných rekogničních faktorů hostitele. U *Pella* spp. se agresivita mravenců neliší, což souhlasí s dříve publikovanými studiemi, které ukazují, že evropské druhy *Pella* spp. nesdílejí kutikulární profil hostitele a nejsou tak integrováni do jeho kolonie.
- Vůči neintegrovaným broukům jsou mravenci výrazně agresivnější, než při kontaktu s integrovaným druhem myrmekofila. V četnostech jednotlivých typů chování mravenců vůči broukům byl signifikantní rozdíl. Agresivní chování bylo častější s *Pella* spp., které mravenci výrazně více kousali, pronásledovali a útočili na ně zadečkem. Vyhýbání se kontaktu s *Pella* spp. bylo častější než v případě *C. testaceus*. Při interakci s *C. testaceus* bylo častěji zastoupeno čištění mravenců nebo jejich výrazné strnutí a netečnost. Hostitelský druh mravence navíc brouky olizoval a celkově se vůči nim choval méně nepřátelsky, než v případě *Pella* spp.
- Chování brouků se stejně jako v případě mravenců lišilo. *Pella* spp. se mravencům vyhýbá a na kontakt reaguje útekem, skrčením k podkladu, prezentací žláz na zadečku nebo přímo vyloučením sekretů z tergálních žláz. *C. testaceus* oproti tomu mravencům nabízí vývody žláz na zadečku i na tykadlech, po kontaktu s nimi se často čistí a v případě útoku mohou být tito brouci thanatičtí.

- Neintegrovaní brouci se od integrovaných liší ve způsobech obrany proti mravencům. *Pella* spp. jsou lépe přizpůsobeni aktivní obraně před agresivním hostitelem. Při agresivních interakcích se dokáží hostiteli vyhnout nebo před ním uprchnout. V kritickém případě brouci uvolňují defensivní látky z tergálních žláz, mravenci na tyto látky reagují okamžitým útekem. *C. testaceus* je pomalu se pohybujícím broukem, který před mravenci neutíká a nijak se viditelně nebrání. Přes tyto skutečnosti naše výsledky ukázaly, že se po kontaktu s *C. testaceus* mravenci často čistí nebo přímo ztuhnou a zcepení. *C. testaceus* má na svém těle mnoho exokrinních žláz, jejichž sekrety mohou znečistit mravenčí tykadla a kutikulu, čímž jsou mravenci dočasně znehybněni a zbaveni možnosti útoku.

7 Použitá literatura

- Akino, T. 2008. Chemical strategies to deal with ants: a review of mimicry, camouflage, propaganda, and phytomimesis by ants (Hymenoptera: Formicidae) and other. *Myrmecological News* **11**: 173–181
- Akino, T., & Yamaoka, R. 1999. Trunk trail network of *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae): distribution between conspecific neighboring colonies. *Entomol. Sci.* **2**: 341–346
- Akino, T. 2002. Chemical camouflage by myrmecophilous beetles *Zyras comes* (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to be integrated into the nest of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology* **12**: 83–89
- Akino, T., & Yamaoka, R. 2000. Evidence for volatile and contact signals of nestmate recognition in the black shining ant *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Sci.* **3**: 1–8
- Akre, R., & Hill, W. 1973. Behavior of *Adranes taylori*, a myrmecophilous beetle associated with *Lasius sitkaensis* in the Pacific Northwest (Coleoptera: Pselaphidae; Hymenoptera: Formicidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **46**: 526–536
- Akre, R. & Torgerson, R.L. 1968. The Behavior of *Diploeciton Nevermanni*, a Staphylinid Beetle Associated With Army Ants. *Psyche A J. Entomol.* **75**: 211–215
- Alloway, T., Buschinger, A., Talbot, M., Stuart, R., & Thomas, C. 1982. Polygyny and polydomy in three North American species of the ant genus *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche A J. Entomol.* **89**: 249–275
- Alpert, G. 1994. A comparative study of the symbiotic relationship between beetles of the genus *Cremastocheilus* (Coleoptera: Scarabaeidae) and their host ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **25**: 1–276
- Alpert, G., & Ritcher, P. 1975. Notes on the life cycle and myrmecophilous adaptations of *Cremastocheilus armatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Psyche A J. Entomol.* **82**: 283–291
- Als, T.D. Nash, D.R., & Boomsma, J.J. 2001. Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. *Anim. Behav.* **62**: 99–106
- Aneshansley, D.J., Eisner, T., Widom, J.M., & Widom, B. 1969. Biochemistry at 1000C: Explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science (80-.)*. **165**: 61–63
- Ashe, J. S., & Watrous, L. E. 1984. Larval chaetotaxy of Aleocharinae (Staphylinidae) based on a description of *Atheta coriaria* Kraatz. *The Coleopterists' Bulletin*, **38**: 165-179.
- Attygalle, A.B., & Morgan, E.D. 1984. Chemicals from the glands of ants. *Chem. Soc. Rev.* **13**: 245–278
- Ayre, G. L. & Blum, M.S. 1971. Attraction and alarm of ants (*Camponotus* spp.- Hymenoptera: Formicidae) by pheromones. *Physiol. Zool.* **44**: 77–83
- Barbero, F. 2016. Cuticular Lipids as a Cross-Talk among Ants, Plants and Butterflies. *Int. J. Mol. Sci.* **17**:
- Barbero, F., Thomas, J. a., Bonelli, S., Balletto, E., & Schonrogge, K. 2009. Queen Ants Make Distinctive Sounds that are Mimicked by a Butterfly Social Parasite. *J. Chem. Inf. Model.* **53**: 556–581

- Bargum, K., Helanterä, H., Sundström, L. 2007. Genetic population structure, queen supersedure and social polymorphism in a social Hymenoptera. *J. Evol. Biol.* **20**: 1351–1360
- Bergström, G., & Löfqvist, J. 1970. Chemical basis for odour communication in four species of Lasius ants. *J. Insect Physiol.* **16**: 2353–2375
- Bernardi, R., Cardani, C., Ghiringhelli, D., Selva, A., Baggini, A., & Pavan, M.. 1967. On the components of secretion of mandibular glands of the ant Lasius (Dendrolasius) fuliginosus. *Tetrahedron Letters* **40**: 3893–3896.
- Billen, J.P.J. 1987. New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. *Naturwissenschaften* **74**: 340–341
- Billen, J., & Šobotník, J. 2015. Insect exocrine glands. *Arthropod Struct. Dev.* **44**: 399–400
- Blomquist, G.J., & Bagnères, A.-G. 2010. *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology*. Blum, M.S. 1969. Alarm pheromones. *Annu. Rev. Entomol.* **14**: 57–80
- Boháč, J., & Matějček, J. 2003. *Katalog Brouků (Coleoptera) Prahy, (Catalogue of the Beetles (Coleoptera) of Prague)*.
- Boomsma, J.J., Wright, P.J., & Brouwer, A.H. 1993. Social structure in the ant Lasius flavus: multi-queen nests or multi-nest mounds? *Ecol. Entomol.* **18**: 47–53
- Borowiec, M., Ruta, R., & Kubisz, D. 2010. New records of Claviger testaceus PREYSSLER, 1790 and C. longicornis MÜLLER, 1818 (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae) in Poland with review of their habits. *Polish J. Entomol. / Pol. Pismo Entomol.* **79**: 261–269
- Brand, J.M., Blum, M.S., Fales, H.M., & Pasteels, J.M. 1973. The chemistry of the defensive secretion of the beetle, Drusilla canaliculata. *J. Insect Physiol.* **19**: 369–382
- Brandstaetter, A.S., Endler, A., & Kleineidam, C.J. 2008. Nestmate recognition in ants is possible without tactile interaction. *Naturwissenschaften* **95**: 601–608
- Brown, W., Eisner, T., and Whittaker, R. 1970. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. *Bioscience* **20**: 21–22
- Cammaerts, R. 1995. Regurgitation behaviour of the Lasius flavus worker (Formicidae) towards the myrmecophilous beetle Claviger testaceus (Pselaphidae) and other recipients. *Behav. Processes* **34**: 241–264
- Cammaerts, R. 1996. Factors affecting the regurgitation behaviour of the ant Lasius flavus (Formicidae) to the guest beetle Claviger testaceus (Pselaphidae). *Behav. Processes* **38**: 297–312
- Cammaerts, R., Detrain, C., & Cammaerts, M. 1990. Host trail following by the myrmecophilous beetle Edaphopausus faveri (Fairmaire)(Carabidae: Paussinae). *Insectes Soc.* **37**: 200–211
- Cammaerts, R. 1974. Le système glandulaire tégumentaire du coléoptère myrmécophile Claviger testaceus Preyssler, 1790 (Pselaphidae) The integumentary glandular system of the myrmecophilous beetle Claviger testaceus Preyssler, 1790 (Pselaphidae). *Zeitschrift Für Morphol. Der Tiere* **77**: 187–219
- Cammaerts, R. 1999a. A quantitative comparison of the behavioral reactions of Lasius flavus ant workers (Formicidae) toward the guest beetle Claviger testaceus (Pselaphidae), ant larvae, intruder insects and cadavers. *Sociobiology* **33**: 145–170

- Cammaerts, R. 1999b. Transport location patterns of the guest beetle *Claviger testaceus* (Pselaphidae) and other objects moved by workers of the ant, *Lasius flavus* (Formicidae). *Sociobiology* **34**: 433–475
- Carlin, N.F., & Hölldobler, B. 1988. Influence of virgin queens on kin recognition in the carpenter ant *Camponotus floridanus* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* **35**: 191–197
- Couvillon, M.J., & Ratnieks, F.L.W. 2008. Odour transfer in stingless bee marmelada (*Frieseomelitta varia*) demonstrates that entrance guards use an “undesirable-absent” recognition system. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**: 1099–1105
- Czechowski, W. 1999. *Lasius fuliginosus* (Latr.) on a sandy dune: Its living conditions and interference during raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Zoolologici, Warszawagici, Warszawa* **49**: 117–123
- Czechowski, W., Markó, B., Radchenko, A., Ślipiński, P. 2013. Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *Eur. J. Entomol.* **110**: 327–337
- Deligne, J., Quennedey, A., & Blum, M.S. 1981. The enemies and defense mechanisms of termites. In: *Social Insects*, (H.R. Hermann, ed.) Academic Press New York, pp. 1–76
- Detrain, C., & Tasse, O. 2000. Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus*: Do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften* **87**: 373–376
- Dettner, K. 1993. Defensive secretions and exocrine glands in free-living staphylinid beetles-their bearing on phylogeny (Coleoptera: Staphylinidae). *Biochem. Syst. Ecol.* **21**: 143–162
- Di Giulio, A. 2008. Fine morphology of the myrmecophilous larva of *Paussus kannegieteri* (Coleoptera: Carabidae: Paussinae: Paussini). *Zootaxa* **50**: 37–50
- Di Giulio, A., Maurizi, E., Barbero, F., Sala, M., Fattorini, S., Balletto, E., Bonelli, S. 2015. The Pied Piper: A Parasitic Beetle’s Melodies Modulate Ant Behaviours. *PLoS One* **10**: 1–15
- Di Giulio, A., Maurizi, E., Hlaváč, P., Moore, W. 2011. The long-awaited first instar larva of *Paussus favieri* (Coleoptera: Carabidae: Paussini). *Eur. J. Entomol.* **108**: 127–138
- Di Giulio, A., Maurizi, E., Stacconi, M.R., Romani, R. 2012. Functional structure of antennal sensilla in the myrmecophilous beetle *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae, Paussini). *Micron* **43**: 705–719
- Di Giulio, A., Stacconi, M.R., & Romani, R. 2009. Fine structure of the antennal glands of the ant nest beetle *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae, Paussini). *Arthropod Struct. Dev.* **38**: 293–302
- Dinter, K., Paarmann, W., Peschke, K., Arndt, E. 2002. Ecological, behavioural and chemical adaptations to ant predation in species of *Thermophilum* and *Graphipterus* (Coleoptera: Carabidae) in the Sahara desert. *J. Arid Environ.* **50**: 267–286
- Donisthorpe, J. 1927. *The Guests Of British Ants Their Habits And Life Histories*. George Routledge & Sons, London *
- Eidmann, H. 1943. Die Überwinterung der ameisen. *Zeitschrift Für Morphol. Und Ökologie Der Tiere* **39**: 217–275 *

- Eisner, T., Jones, T.H., Aneshansley, D.J., Tschinkel, W.R., Silberglied, R.E., Meinwald, J. 1977. Chemistry of defensive secretions of bombardier beetles (Brachinini, Metriini, Ozaenini, Paussini). *J. Insect Physiol.* **23**: 1383–1386
- Ennos, A.R. 2007. *Statistical and Data Handling Skills in Biology*. Prentice Hall
- Foitzik, S., Achenbach, A., & Brandt, M. 2009. Locally adapted social parasite affects density, social structure, and life history of its ant hosts. *Ecology* **90**: 1195–1206
- Fowler, H.G., & Roberts, R.B. 1980. Foraging Behavior of the Carpenter Ant, *Camponotus pennsylvanicus*, (Hymenoptera: Formicidae) in New Jersey. *J. Kansas Entomol. Soc.* **53**: 295–304
- Francke, W., & Dettner, K. 2005. Chemical signalling in beetles. *Top. Curr. Chem.* **1**: 85–166
- Geiselhardt, S., Peschke, K., & Nagel, P. 2007. A review of myrmecophily in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussinae): linking early observations with recent findings. *Naturwissenschaften* **94**: 871–894
- Greene, M.J., and Gordon, D.M. 2003. Social insects: Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature* **423**: 32
- Heimpel, G.E., & Boer, J.G. 2008. Sex Determination in the Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **53**: 209–230
- Hickling, R., & Brown, R.L. 2000. Analysis of acoustic communication by ants. *J. Acoust. Soc. Am.* **108**: 1920–1929
- Akre, R.D., Hill, W.B., & Huber, J.D. 1976. Structure of some epidermal glands in the myrmecophilous beetle *Adranes taylori* (Coleoptera: Pselaphidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* **49**: 367–384
- Hlaváč, P. 2007. Revision of the subtribe Clavigerodina and an annotated catalogue of South African Clavigeritae (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae). *African Invertebr.* **48**: 65–92
- Hölldobler, B., & Bartz, S.H. 1985. Sociobiology of Reproduction in Ants. In: *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*, pp. 237–257
- Hojo, M.K., Wada-Katsumata, A., Akino, T., Yamaguchi, S., Ozaki, M., Yamaoka, R. 2009. Chemical disguise as particular caste of host ants in the ant inquiline parasite *Niphanda fusca* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **276**: 551–558
- Holec, M., & Frouz, J. 2006. The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. *Eur. J. Soil Biol.* **42**:
- Hölldobler, B., Möglich, M., & Maschwitz, U. 1981. Myrmecophilic relationship of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae) to *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche A J. Entomol.* **88**: 347–374
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **1**: 3–44
- Hölldobler, B. 1967. Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen - I. Das Gastverhältnis der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven (Col. Staphylinidae) zu *Formica* (Hym. Formicidae). *Zeitschrift Für Vergleichende Physiol.* **56**: 1–21

- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W.W. Norton
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O., 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **102**: 7411–7414
- Hölldobler, B., & Wilson, E.O. 1977. The number of queens: An important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* **64**: 8–15
- Howard, R.W., & Blomquist, G.J. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* **50**: 371–393
- Howard, R., McDaniel, C., & Blomquist, G. 1980. Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science (80-)*. **210**: 431–433
- Howard, R., McDaniel, C., and Blomquist, G. 1982. Chemical mimicry as an integrating mechanism for three termitophiles associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Psyche A J. Entomol.* **89**: 157–168
- Hughes, W.O.H., Oldroyd, B.P., Beekman, M., Ratnieks, F.L.W. 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science (80-)*. **320**: 1213–1216
- Inward, D., Beccaloni, G., & Eggleton, P. 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biol. Lett.* **3**: 331–335
- Jackson, B.D., & Morgan, E.D. 1993. Insect chemical communication: Pheromones and exocrine glands of ants. *Chemoecology* **4**: 125–144
- Jeral, J.M., Breed, M.D., & Hibbard, B.E. 1997. Thief ants have reduced quantities of cuticular compounds in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. *Physiol. Entomol.* **22**: 207–211
- Kadochová, Š., & Frouz, J. 2014. Red wood ants *Formica polycetena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Soc.* **61**: 297–306
- Kaufmann, E., & Maschwitz, U. 2006. Ant-gardens of tropical Asian rainforests. *Naturwissenschaften* **93**: 216–227
- Keller, L. 1991. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (Hymenoptera Formicidae). *Ethol. Ecol. Evol.* **3**: 307–316
- Kistner, D.H., & Blum, M.S. 1971. Alarm pheromone of *Lasius (Dendrolasius) spathepus* (Hymenoptera: Formicidae) and its possible mimicry by two species of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **64**: 589–594
- Kistner, D. 1979. *Social and Evolutionary Significance of Social Insect Symbionts*. (H. Hermann, ed.) Academic Press New York, New York
- Kistner, D. 1982. *The Social Insects' Bestiary*. (H. Hermann, ed.) Academic Press New York, New York
- Kloft, W. 1977. Austausch von Kropfnahrung und Trichom-Sekreten zwischen Arbeiterinnen der Ameise *Formica integra* Nyl. und dem als Inquilin in den Ameisennestern lebenden Küfer *Cremastocheilus castaneus* Casey (Coleoptera, Scarabaeidae). *Insectes Soc.* **24**: 274
- Komatsu, T., Maruyama, M., & Itino, T. 2009. Behavioral differences between two ant cricket species in Nansei Islands: host-specialist versus host-generalist. *Insectes Soc.* **56**: 389–396

- Kugler, C. 1979. Alarm and defense: a function for the pygidial gland of the myrmicine ant, *Pheidole biconstricta*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **72**: 532–536
- Lahav, S., Soroker, V., Hefetz, A., & Vander Meer, R.K. 1999. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* **86**: 246–249
- Lahav, S., Soroker, V., Hefetz, A., & Vander Meer, R.K. 1998. Nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*: do queens matter? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**: 203–212
- Law, J. H., & Regnier, F. E. 1971. Pheromones. *Annual review of biochemistry*, **40**: 533–548.
- Lenoir, A., Fresneau, D., Errard, C., & Hefetz, a 1999. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. *Inf. Process. Soc. Insects* 219–237
- Lenoir, A., D'Ettorre, P., Errard, C., & Hefetz, A. 2001. Chemical Ecology and Social Parasitism in Ants. *Annu. Rev. Entomol.* **46**: 573–599
- Lenoir, A., Chalon, Q., Carvajal, A., Ruel, C., Barroso, Á., Lackner, T., Boulay, R. 2012. Chemical Integration of Myrmecophilous Guests in *Aphaenogaster* Ant Nests. *Psyche A J. Entomol.* **2012**: 1–12
- Lenoir, A., Háva, J., Hefetz, A., & Dahbi, A. 2013. Chemical integration of *Thorictus* myrmecophilous beetles into *Cataglyphis* ant nests. *Biochem. Syst. Ecol.* **51**: 335–342
- Leuthold, R.H. 1968. A Tibial Gland Scent-Trail and Trail-Laying Behavior in the Ant *Crematogaster Ashmeadi* Mayr. *Psyche A J. Entomol.* **75**: 233–248
- Löfqvist, J. 1976. Formic acid and saturated hydrocarbons as alarm pheromones for the ant *Formica rufa*. *J. Insect Physiol.* **22**: 1331–1346
- Lohman, D.J., Liao, Q., & Pierce, N.E. 2006. Convergence of chemical mimicry in a guild of aphid predators. *Ecol. Entomol.* **31**: 41–51
- Maruyama, M. 2006. Revision of the Palearctic species of the myrmecophilous genus *Pella* (Coleoptera Staphylinidae, Aleocharinae). Tokyo: National Science Museum
- Maruyama, M., Akino, T., Hashim, R., & Komatsu, T. 2009. Behavior and cuticular hydrocarbons of myrmecophilous insects (Coleoptera: Staphylinidae; Diptera: Phoridae; Thysanura) associated with asian aenictus army ants(Hymenoptera; Formicidae). *Sociobiology* **54**: 19–35
- Maruyama, M., & Parker, J. 2017. Deep-Time Convergence in Rove Beetle Symbionts of Army Ants. *Curr. Biol.* **27**: 920–926
- Maschwitz, U., Jessen, K., & Knecht, S. 1986. Tandem Recruitment and Trail Laying in the Ponerine Ant *Diacamma rugosum*: Signal Analysis. *Ethology* **71**: 30–41
- Maschwitz, U., & Hölldobler, B. 1970. Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. (Hym. Formicidae). *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* **66**: 176–189
- Maurizi, E., Fattorini, S., Moore, W., & Di Giulio, A. 2012. Behavior of *Paussus favieri* (Coleoptera, Carabidae, Paussini): A Myrmecophilous Beetle Associated with *Pheidole pallidula* (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche A J. Entomol.* **2012**: 1–9
- Mclver, J., & Stonedahl, G. 1993. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. *Annu. Rev. Entomol.* **38**: 351–379

- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R.S., Al., E. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* (80-.). **346**: 763–767
- Monnin, T., & Peeters, C. 1997. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Naturwissenschaften* **84**: 499–502
- Monnin, T., & Peeters, C. 1998. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. *Anim. Behav.* **55**: 299–306
- Morgan, E.D. 2009. Trail pheromones of ants. *Physiol. Entomol.* **34**: 1–17
- Mynhardt, G. 2013. Declassifying Myrmecophily in the Coleoptera to Promote the Study of Ant-Beetle Symbioses. *Psyche A J. Entomol.* **2013**: 1–8
- Newton Jr, A.F., & Thayer, M.K. 1995. Protopselaphine new subfamily for Protopselaphus new genus from Malaysia, with a phylogenetic analysis and review of the Omaliine Group of Staphylinidae including Pselaphidae (Coleoptera). In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*, pp. 219–320
- Nielsen, M.G., Skyberg, N., and Peakin, G. 1985. Respiration in the sexuals of the ant *Lasius flavus*. *Physiol. Entomol.* **10**: 199–204
- Orivel, J., Servigne, P., Cerdan, P., Dejean, A., Corbara, B. 2004. The ladybird *Thalassa saginata*, an obligatory myrmecophile of *Dolichoderus bidens* ant colonies. *Naturwissenschaften* **91**: 97–100
- Parker, J. 2016. Myrmecophily in beetles (Coleoptera): evolutionary patterns and biological mechanisms. *Myrmecological News* **22**: 65–108
- Parker, J., & Grimaldi, D.A. 2014. Specialized Myrmecophily at the Ecological Dawn of Modern Ants. *Curr. Biol.* **24**: 2428–2434
- Parker, J., 2013. Claviger Testaceus: Claviger Testaceus, Specimen Held In The Oxford University Museum Of Natural History. Online. In *Wikipedia, The Free Encyclopedia*. San Francisco: Wikimedia Foundation. https://en.wikipedia.org/wiki/Claviger#/media/File:Claviger_testaceus.jpg.
- Parmentier, T., Dekoninck, W., & Wenseleers, T. 2016. Do well-integrated species of an inquiline community have a lower brood predation tendency? A test using red wood ant myrmecophiles. *BMC Evol. Biol.* **16**: 12
- Peregrine, D.J., Mudd, A., & Cherrett, J.M. 1973. Anatomy and preliminary chemical analysis of the post-pharyngeal glands of the leaf-cutting ant, *Acromyrmex octospinosus* (Reich.) (Hym., Formicidae). *Insectes Soc.* **20**: 355–363
- Peschke, K. 1983. Defensive and pheromonal secretion of the tergal gland of *Aleochara curtula* II. Release and inhibition of male copulatory behavior. *J. Chem. Ecol.* **9**: 13–31
- Péter, A. 2011. Solomon Coder (version beta 11.01. 22): a simple solution for behavior coding. *Comput. Program. Available* <http://solomoncoder.com>
- Pfeiffer, M., Huttenlocher, H., & Ayasse, M. 2010. Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Funct. Ecol.* **24**: 545–555
- Pontin, a. J. 1961. Population Stabilization and Competition Between the Ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.). *J. Anim. Ecol.* **30**: 47–54

- Pontin, A.J. 1978. The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.). *Ecol. Entomol.* **3**: 203–207
- Prestwich, G. 1984. Defense mechanisms of termites. *Annu. Rev. Entomol.* **29**: 201–232
- Puker, A., Rosa, C.S., Orozco, J., Solar, R.R.C., Feitosa, R.M. 2015. Insights on the association of American Cetoniinae beetles with ants. *Entomol. Sci.* **18**: 21–30
- Quinet, Y., & Pasteels, J.M. 1991. Spatiotemporal evolution of the trail network in *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae). *Belgian J. Zool.* **121**: 55–72
- Quinet, Y., & Pasteels, J.M. 1996. Spatial specialization of the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.* **43**: 333–346
- Rabeling, C., Brown, J.M., & Verhaagh, M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105**: 14913–14917
- Rettenmeyer, C.W., Rettenmeyer, M.E., Joseph, J., & Berghoff, S.M. 2011. The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. *Insectes Soc.* **58**: 281–292
- Roces, F., and Hölldobler, B. 1996. Use of stridulation in foraging leaf cutting ants: mechanical support during cutting or short range recruitment signal. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**: 293–299
- Roces, F., & Tautz, J. 2001. Ants are deaf. *J. Acoust. Soc. Am.* **109**: 3080–3082
- Romer, F. 1991. The oenocytes of insects: differentiation, changes during molting, and their possible involvement in the secretion of molting hormone. *Morphogenetic hormones of arthropods*, **3**: 542–566.
- Schmidt, J.O. 1986. Chemistry, Pharmacology, and Chemical Ecology of Ant Venoms. In: *Venoms of the Hymenoptera*, pp. 425–505S
- Schmidt, U. 2006. *Zyras Funestus* (Gravenhorst, 1806). Online. In *Käfer Der Welt*. https://www.kaefer-der-welt.de/zyras_funestus.htm.
- Schönrogge, K. 2000. Polymorphic growth rates in myrmecophilous insects. *R. Soc.* **267**: 771–777
- Seifert, B. 1996. *Ameisen: beobachten, bestimmen*. Naturbuch Verlag *
- Singer, T.L. 1998. Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. *Am. Zool.* **38**: 394–405
- Ślipiński, P., Markó, B., Rzeszowski, K., Babik, H., Czechowski, W. 2014. *Lasius fuliginosus* (hymenoptera: Formicidae) shapes local ant assemblages. *North. West. J. Zool.* **10**: 404–412
- Sloggett, J., Wood, R., & Majerus, M. 1998. Adaptations of *Coccinella magnifica* Redtenbacher, a myrmecophilous Coccinellid, to aggression by wood ants (*Formica rufa* group). I. Adult behavioral adaptation, its ecological context and evolution. *J. Insect Behav.* **11**: 889–904
- Soroker, V., Lucas, C., Simon, T., Fresneau, D., Durand, J.L., Hefetz, A. 2003. Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. *Insectes Soc.* **50**: 212–217
- Soroker, V., Vienne, C., Hefetz, A., & Nowbahari, E. 1994. The postpharyngeal gland as a “Gestalt” organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften* **81**: 510–513

- Soroker, V., Vienne, C., & Hefetz, A. 1995. Hydrocarbons dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: formicidae). *J. Chem. Ecol.* **21**: 365–378
- Steidle, J.L.M., & Dettner, K. 1993. Chemistry and morphology of the tergal gland of freelifving adult Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) and its phylogenetic significance. *Syst. Entomol.* **18**: 149–168
- Steinmeyer, C., Pennings, P.S., & Foitzik, S. 2012. Multicolonial population structure and nestmate recognition in an extremely dense population of the European ant *Lasius flavus*. *Insectes Soc.* **59**: 499–510
- Stoeffler, M., Boettinger, L., Tolasch, T., & Steidle, J.L.M. 2013. The Tergal Gland Secretion of the Two Rare Myrmecophilous Species *Zyras collaris* and *Z. haworthi* (Coleoptera: Staphylinidae) and the Effect on *Lasius fuliginosus*. *Psyche A J. Entomol.* **2013**: 1–5
- Stoeffler, M., Maier, T.S., Tolasch, T., & Steidle, J.L.M. 2007. Foreign-language skills in rove-beetles? Evidence for chemical mimicry of ant alarm pheromones in myrmecophilous Pella beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Chem. Ecol.* **33**: 1382–1392
- Stoeffler, M., Tolasch, T., & Steidle, J. 2011. Three beetles—three concepts. Different defensive strategies of congeneric myrmecophilous beetles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **65**: 1605–1613
- Sturgis, S.J., & Gordon, D.M. 2012. Nestmate recognition in ants (Hymenoptera: Formicidae): A review. *Myrmecological News* **16**: 101–110
- Sudd, J.H. 1983. The distribution of foraging wood-ants (*Formica lugubris* Zett.) in relation to the distribution of aphids. *Insectes Soc.* **30**: 298–307
- Sundström, L. 1997. Queen acceptance and nestmate recognition in monogyne and polygyne colonies of the ant *Formica truncorum*. *Anim. Behav.* **53**: 499–510
- Šíma, A., & Kejval, Z. 2013. Drabčici (Coleoptera: Staphylinidae) západních Čech – 1. Pselaphinae, Scydmaeninae. *Západočeské Entomol. List.* **4**: 89–105
- Taniguchi, K., Maruyama, M., Ichikawa, T., & Ito, F. 2005. A case of Batesian mimicry between a myrmecophilous staphylinid beetle, *Pella comes*, and its host ant, *Lasius* (*Dendrolasius*) *spathepus*: an experiment using the Japanese treefrog, *Hyla japonica* as a real predator. *Insectes Soc.* **52**: 320–322
- Thomas, J.A., Elmes, G.W., Wardlaw, J.C., & Woyciechowski, M. 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* **79**: 452–457
- Thomas, J.A., Schönrogge, K., Bonelli, S., Barbero, F., Balletto, E. 2010. Corruption of Ant acoustical signals by mimetic social parasites: *Maculinea* butterflies achieve elevated status in host societies by mimicking the acoustics of queen ants. *Commun. Integr. Biol.* **3**: 169–171
- Turillazzi, S., Cervo, R., & Cavallari, I. 1990. Invasion of the Nest of *Polistes dominulus* by the Social Parasite *Sulcopolistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). *Ethology* **84**: 47–59
- Zweden, J.S., & D’Ettorre, P. 2010. Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology*, p. 492
- Vander Meer, R.K., & Alonso, R.E. 1998. Pheromone directed behavior in ants. In: *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites*, pp. 159–192

- Véle, A., & Holuša, J. 2017. Microclimatic conditions of *Lasius flavus* ant mounds. *Int. J. Biometeorol.* **61**: 957–961
- Vepsäläinen, K., & Czechowski, W. 2013. Against the odds of the ant competition hierarchy: submissive *Myrmica rugulosa* block access of the dominant *Lasius fuliginosus* to its aphids. *Insectes Soc.* **61**: 89–93
- Voglmayr, H., Mayer, V., Maschwitz, U., Moog, J., Djieto-Lordon, C., Blatrix, R. 2011. The diversity of ant-associated black yeasts: Insights into a newly discovered world of symbiotic interactions. *Fungal Biol.* **115**: 1077–1091
- Ward, P.S. 2014. The Phylogeny and Evolution of Ants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **45**: 23–43
- Weber, N.A. 1966. Fungus-growing ants. *Science (80-)*. **153**: 587–604
- Wasmann, E. 1894. *Kritisches Verzeichniss Der Myrmekophilen Und Termitophilen Arthropoden*. (F.L. Dames, ed.) Berlin
- Weber, N.A. 1966. Fungus-growing ants. *Science (80-)*. **153**: 587–604
- Williams, I.W. 1938. The Comparative Morphology of the Mouthparts of the Order Coleoptera Treated from the Stand-Point of Phylogeny. *J. New York Entomol. Soc.* **46**: 245–289
- Wilson, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge Belknap Press of Cambridge University Press
- Wilson, E.O. 1984. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **16**: 89–98
- Wilson, E.O., & Pavan, M. 1959. Glandular Sources and Specificity of Some Chemical Releasers of Social Behavior in Dolichoderine Ants. *Psyche (New York)* **66**: 70–76
- Witte, V., Leingärtner, A., Sabaß, L., Hashim, R., Foitzik, S. 2008. Symbiont microcosm in an ant society and the diversity of interspecific interactions. *Anim. Behav.* **76**: 1477–1486
- Woyciechowski, M., & Łomnicki, A. 1987. Multiple mating of queens and the sterility of workers among eusocial hymenoptera. *J. Theor. Biol.* **128**: 317–327
- Youngsteadt, E., & Devries, P.J. 2005. The effects of ants on the entomophagous butterfly caterpillar *Feniseca tarquinius*, and the putative role of chemical camouflage in the *Feniseca*-ant interaction. *J. Chem. Ecol.* **31**: 2091–2109

*převzaté citace